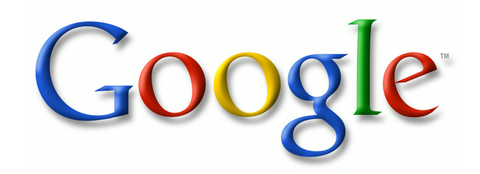
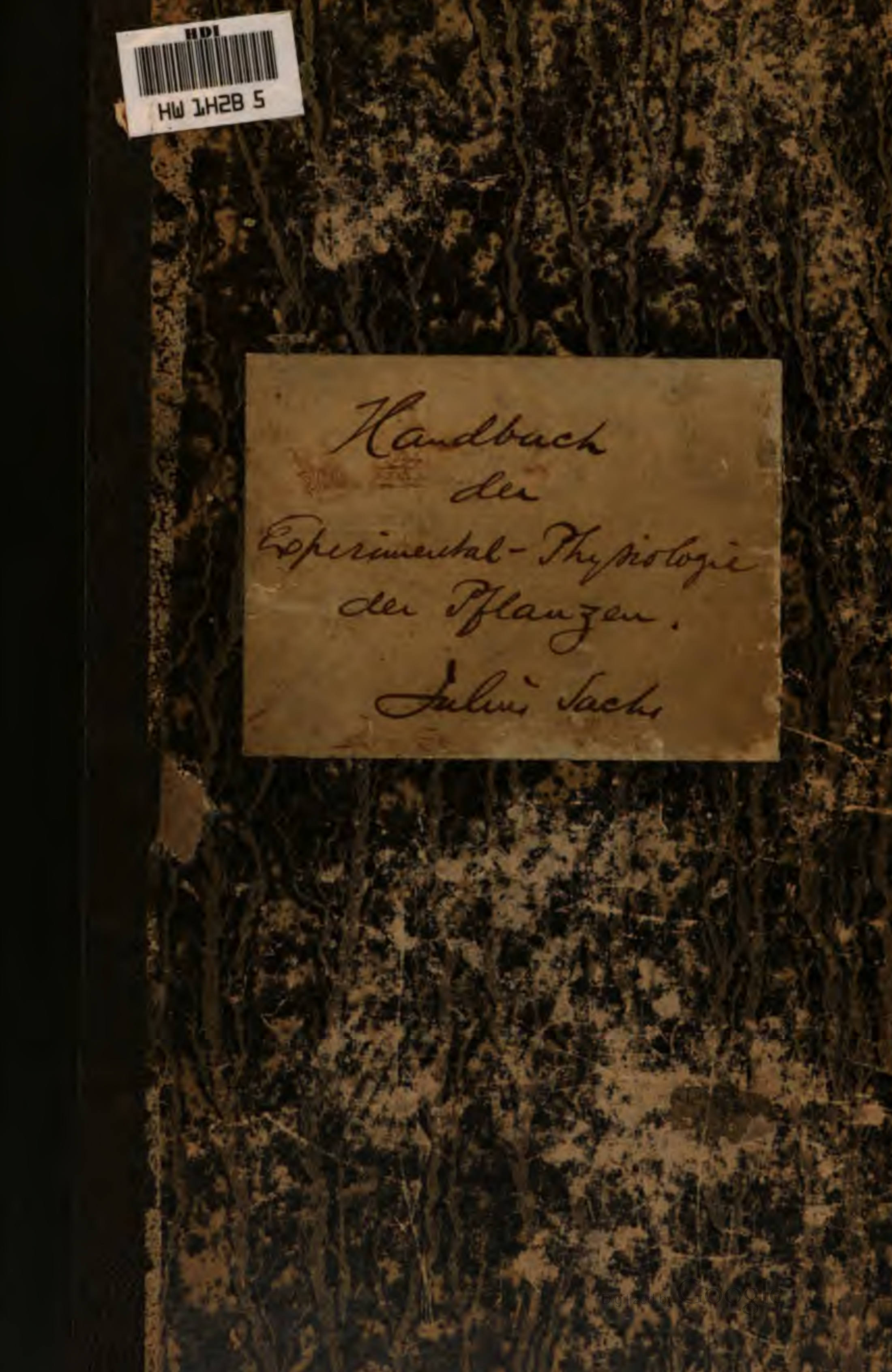
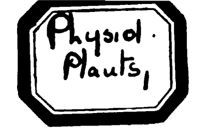



HDI
HW 1H2B 5
Handbuch
der
Experimental-Physiologie
der Pflanzen.
Julius Sachs


HARVARDIANA
ET
VE RI
TAS
ACADEMIA IN NOV-ANG
CHRISTO ECCLESIAE


Physiol.
Plants, 1

HANDBUCH

DER

PHYSIOLOGISCHEN BOTANIK

IN VERBINDUNG MIT

A. DE BARY, TH. IRMISCH, N. PRINGSHEIM UND J. SACHS

HERAUSGEGEBEN VON

WILH. HOFMEISTER.

VIERTER BAND.

HANDBUCH DER EXPERIMENTAL-PHYSIOLOGIE DER PFLANZEN

VON

PROF. JULIUS SACHS.

LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.

1865.



HANDBUCH

DER

EXPERIMENTAL-PHYSIOLOGIE

DER PFLANZEN.

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE ALLGEMEINSTEN

LEBENSBEDINGUNGEN DER PFLANZEN UND DIE FUNCTIONEN

IHRER ORGANE

VON

DR. JULIUS SACHS

PROFESSOR.

MIT 50 HOLZSCHNITTEN.

LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.

1865.

Das Recht einer Uebersetzung in die englische und französische Sprache hat sich der Verleger vorbehalten.

VORWORT.

Das vorliegende Buch soll zeigen, in wieweit es den physiologischen Forschungen bisher gelungen ist, die allgemeineren Lebenserscheinungen der Pflanzen in ihre Einzelvorgänge zu zerlegen und sie auf ihre Ursachen zurückzuführen.

Zu diesem Zweck musste zunächst die einschlägige Literatur so vollständig als möglich gesammelt werden; eine Arbeit, die mehr als sechs Jahre in Anspruch genommen hat. In einzelnen Fällen, wo es mir trotz dem nicht gelungen ist, mir die Originalabhandlungen zu verschaffen, und wo ich genöthigt war, die betreffenden Angaben aus zweiter Hand zu nehmen, ist dies mit Vorsicht geschehen und bei den Citaten angedeutet worden. Einige neue Arbeiten, die mir erst im verflossenen Sommer während des Druckes zukamen, konnten nicht mehr berücksichtigt werden; übrigens ist wohl keine erschienen, die eine erhebliche Abänderung eines Paragraphen bewirken könnte.

Indessen war die Sammlung der Literatur nur eine Vorarbeit; es kam vielmehr darauf an, das Wichtige und Feststehende von dem Zweifelhaften und Unbedeutenden zu sondern, die Thatsachen zu ordnen, die Ansichten zu prüfen. Dieser kritische Theil der Arbeit ist es, dem ich vorzugsweise Zeit und Mühe widmete, und von dem der wissenschaftliche Werth dieses Buches zunächst abhängt. Doch habe ich kritischen Erörterungen in der Darstellung nur da, wo es unumgänglich nöthig schien, einige Zeilen gegönnt, meist zog ich es vor, das Resultat als solches hinzustellen und das etwa Zweifelhafte durch die Form des Ausdrucks anzudeuten.

Das so seinem Inhalt nach gesichtete Material sollte nun in einer Form dargestellt werden, welche dem Leser durch ihre Gliederung nicht nur eine leicht zu gewinnende Uebersicht gewährt, sondern auch die Hauptergebnisse der For-

schung in möglichst scharfen Umrissen sofort hervortreten lässt. Dass ich hierbei die Eintheilung und Darstellungsweise der mir bekannten Lehrbücher der Pflanzenphysiologie nicht benutzt und einen anderen Plan der Anordnung gewählt habe, scheint mir durch den gegenwärtigen Stand unserer Wissenschaft hinreichend gerechtfertigt.

Dass ich eine besondere Abhandlung über Diffussion in diesen Buch nicht aufgenommen habe, geschah deshalb, weil die allgemeine Theorie der Diffusionserscheinungen als ein Theil der Physik gleich dieser selbst hier vorausgesetzt werden durfte, während die ausschliesslich der Pflanze eigenthümlichen Diffusionskräfte noch wenig bekannt sind und, sofern sie es sind, bei der Betrachtung anderer Erscheinungen ohnehin erörtert werden mussten. — Endlich ist zu erwähnen, dass die Befruchtung der Pflanzen in diesem Buche keine Behandlung erfahren hat. Das, was über diese merkwürdigste aller Lebenserscheinungen bekannt ist, wird voraussichtlich im 2. und 3. Bande erschöpfend behandelt werden und da über die physikalischen Ursachen der Geschlechtsverschiedenheit sonst gleichartiger Pflanzen ebenso wenig wie über die chemischen und molecularen Vorgänge des Befruchtungsactes und seiner Folgen bekannt ist, so bot der Gegenstand überhaupt kein Material für ein Capitel in unserem Buche dar.

Bonn, den 8. October 1865.

Dr. J. Sachs.

INHALTSVERZEICHNISS.

Seite

I.

Licht.

Erste Abhandlung.

II.

Wärme.

Zweite Abhandlung.

III.

Elektricität.

Dritte Abhandlung.

Seite

IV.

Schwerkraft.

Vierte Abhandlung.

V.

Nährstoffe.

Fünfte Abhandlung.

VI.

Aufnahme der Nährstoffe.

Sechste Abhandlung.

VII.

Wasserströmung.

Siebente Abhandlung.

VIII.

Durchlüftung.

Achte Abhandlung.

Seite

IX.

Wirkungen des atmosphärischen Sauerstoffs.

Neunte Abhandlung.

X.

Stoffmetamorphosen.

Zehnte Abhandlung.

XI.

Stoffwanderung.

Elfte Abhandlung.

XII.

Molecularstructur.

Zwölfte Abhandlung.

XIII.

Gewebespannung.

Dreizehnte Abhandlung.

Tuesday May 4 1875

I.

Licht.

Erste Abhandlung.

Die Wirkungen des Lichts auf die Vegetation.

§ 1. Die Lichtwellen dringen in die oberirdischen Pflanzentheile mehr oder minder tief ein, sie werden nach Maassgabe ihrer Brechbarkeit und Schwingungsintensität in verschiedenen Schichten des Gewebes absorbirt, d. h. die betreffenden Bewegungsformen des Lichtäthers setzen sich hier in andere Bewegungen um, geben zu chemischen, thermischen, mechanischen und anderen Veränderungen in den Zellen die Kräfte her: die Lichtstrahlen sind Kraftquellen, welche der Pflanze von aussen her zufliessen.

Obgleich verschiedene Vegetationsvorgänge in tiefer Finsterniss stattfinden können, manche Pflanzen sogar ihren ganzen Lebenslauf in solcher vollenden, so steht dennoch die Thatsache fest, dass das gesammte Pflanzenleben (und mit ihm das thierische) von den Kräften abhängig ist, welche in Gestalt von Ätherschwingungen in die chlorophyllhaltigen Zellen eingeführt werden. Denn zunächst beruht ja die Möglichkeit aller Vegetation auf der Bildung der verschiedenen chemischen Verbindungen, welche zum Aufbau der Organe dienen; diese Verbindungen aber werden aus Kohlensäure, Wasser, salpetersauren und anderen hochoxydirten Combinationen durch die assimilirende Thätigkeit der Zellen erzeugt, wobei vor Allem eine namhafte Quantität des in jenen enthaltenen Sauerstoffs abgeschieden werden muss, dieses bei der Assimilation abgeschiedene Quantum des Sauerstoffs ist wenn auch nicht genau doch annähernd gleich demjenigen, welches bei der Verbrennung der Pflanze wieder aufgenommen wird, indem sich diese der Hauptmasse nach wieder in Kohlensäure und Wasserdampf auflöst. Jene Abscheidung des überschüssigen Sauerstoffs ist das äusserlich wahrnehmbare Symptom des in der Zelle beginnenden Assimilationsprocesses, durch welchen die sauerstoffreichen Nährstoffe der Pflanze in sauerstoffarme Verbindungen übergeführt werden. Dies findet nun ausschliesslich unter der

Einwirkung der leuchtenden Sonnenstrahlen statt und zwar nur dann, wenn diese in die chlorophyllhaltigen Zellen mit hinreichend grosser Schwingungsintensität eindringen. Die chlorophyllhaltige Zelle ist das Organ dieser Thätigkeit, die Lichtstrahlen geben die Kraft her, durch welche die chemische Affinität des Sauerstoffs überwunden, und welche annähernd gemessen wird durch den Kraftwerth der Wärmemenge, welche bei der Verbrennung der Pflanze zum Vorschein kommt. —

Mit dieser wichtigen Function ist die Bedeutung des Lichtes für die Pflanze aber noch keineswegs erschöpft. Die Chlorophyllkörner, deren Beziehung zur Assimilation soeben angedeutet wurde, bedürfen, wenn auch nicht überall, so doch in sehr vielen Fällen zu ihrer vollen Ausbildung des Lichts, denn bei allen untersuchten Mono- und Dicotylen unterbleibt die Ausbildung des grünen Farbstoffes im Finstern und bei sehr verminderter Beleuchtung. So hilft also in vielen Fällen das Licht zuerst die Ausbildung der Assimilationsorgane zu bewirken, um ihnen später noch die Kräfte für diese fundamentale Function zu verleihen. Hat nun aber die Pflanze durch ihre chlorophyllhaltigen Organe unter dem Einfluss des Lichts ein Quantum assimilirter organisirbarer Substanzen in sich angesammelt, so kann dann eine lange Reihe chemischer Veränderungen und plastischer Vorgänge (Wachsthumserscheinungen) vor sich gehen, ohne dass das Licht unmittelbar dazu mitwirken müsste; das vorher unter dem Einflusse des Lichts angesammelte Capital von Kräften und Stoffen kann dann auch in tiefer Finsterniss weiter verwerthet werden. Zum Verständniss dieser Thatsache müssen wir die Wachsthumsvorgänge in je zwei Acte sondern. Der erste derselben ist die Uranlage der Zellen, ihre Neubildung aus Mutterzellen; die experimentelle Untersuchung sowohl, als die Betrachtung der allgemeinsten Vegetationsverhältnisse haben mich zu dem Schlusse geführt, dass dieser erste Act der organisatorischen Thätigkeit nicht nur ohne den unmittelbaren Einfluss des Lichts stattfinden kann, sondern auch gewöhnlich stattfindet, ja in manchen Fällen werden derartige Bildungsvorgänge, die im Dunkeln vor sich gehen, durch intensiveres Licht gehindert. Durch den zweiten Act der Formbildung werden die jungen Organe aus dem Knospenzustande zu ihrer definitiven Entfaltung gebracht, indem sich die bereits angelegten Zellen nach verschiedenen Richtungen verschieden ausdehnen; dieser Vorgang steht bei den vorzugsweise chlorophyllhaltigen Organen unter der regulirenden Herrschaft des Lichts; Wurzeln, Blüthen, Früchte und Samen, die Elemente des Holzkörpers, vorausgesetzt, dass das Material zu ihrer Bildung vorhanden ist, können auch in tiefer Finsterniss ihre normale Grösse, Gestalt und Färbung erlangen, aber die noch in Verlängerung begriffenen Internodien und Blattstücke erreichen im Finstern gewöhnlich abnorme Längen, während die Spreiten der Laubblätter entweder zu lang und zu schmal werden oder überhaupt eine zu geringe Fläche erhalten. Das Licht ist also nöthig zur Ausbildung der normalen Fläche dieser chlorophyllhaltigen Organe und es ist dabei zu bedenken, dass von der Grösse der Blattflächen die Anzahl der Lichtstrahlen abhängt, welche sie auffangen und für die Pflanze nutzbar machen können. Ausserdem hängt aber die Lichtmenge, welche auf eine gegebene Blattfläche fällt und somit die nutzbare Lichtintensität für die Pflanze ab von dem Sinus des Einfallswinkels der Strahlen, sie erreicht ihr Maximum, wenn die Strahlen senkrecht auf die Blattfläche fallen. Auch zur Erfüllung dieser Bedin-

gung trägt das Licht das Seinige bei. Die bekannte Fähigkeit der Internodien, Blattstiele und Blattspreiten, dem Lichte sich entgegen zu krümmen, führt immer in mehr oder minder vollständiger Weise zu diesem Resultate: durch die heliotropischen Krümmungen werden die Assimilationsorgane in die möglichst günstige Stellung zum Lichte gebracht.

Wenn uns nun die im Finstern erwachsenen Keimpflanzen oder die etiolirten Sprossen grünblättriger, nachher in's Finstere gestellter Pflanzen durch die Verzerrung ihrer Formen und den Mangel grüner Färbung den Totaleindruck davon verschaffen, wie umfangreich der Einfluss des Lichts auf die normale Ausbildung dieser Organe ist, wenn ferner der Mangel an Gewichtszunahme und die beständige Kohlensäurebildung im Finstern den Beweis liefern, dass Chlorophyllpflanzen nur unter dem Einfluss hinreichend intensiven Lichts assimiliren, so giebt es noch eine Reihe anderer Erscheinungen, welche uns den Einfluss des Lichts auf ganz bestimmte, besonderen Pflanzenarten eigenthümliche Lebensvorgänge darthun: die schwärmenden Algenzellen bewegen sich mit Vorliebe in der Ebene des einfallenden Strahls, ihm entgegen oder von ihm weg, während sie gleichzeitig in einer dazu senkrechten Ebene rotiren. Die periodisch beweglichen und reizbaren Blätter vieler Papilionaceen und Oxalideen sind nur dann beweglich, wenn sie dem Einflusse des Lichts vorher ausgesetzt gewesen sind, anhaltende Dunkelheit macht sie starr und unbeweglich.

Das bisher Gesagte gilt von den Chlorophyllpflanzen; neben ihnen existirt eine nicht geringe Zahl solcher, denen dieses Organ fehlt und die zugleich vom Licht unabhängiger sind oder wirklich nur in tiefer Finsterniss gedeihen. Diese Unabhängigkeit von den Kräften, welche das Licht anderen Pflanzen zuführt, setzt nothwendig voraus, dass solche Pflanzen ihre Ernährung vollbringen ohne Abscheidung von Sauerstoff, die ja ohne Chlorophyll und Licht nicht möglich ist, sie müssen daher sauerstoffarme Substanzen als Nährstoffe aufnehmen, Substanzen, die jenes Reductionsprocesses nicht mehr bedürfen; solche finden sie nur entweder im Gewebe der Chlorophyllpflanzen, die sie als Schmarotzer bewohnen vor, oder sie leben von den in Zersetzung begriffenen Leibern anderer Pflanzen (und Thiere), um deren organische Substanz noch einmal dem Leben dienstbar zu machen. Die chlorophyllfreien, nicht lichtbedürftigen Pflanzen sind daher keine Ausnahme, sondern eine Bestätigung des oben dargelegten Zusammenhangs von Licht und Vegetation.

Mit dieser Abhängigkeit der Pflanze vom Licht ist der Forschung ein ebenso interessantes als schwieriges Gebiet eröffnet; schwierig zumal desshalb, weil das Tageslicht eine Mannichfaltigkeit verschiedener Kräfte repräsentirt: jede Art von Lichtstrahlen muss nach ihrer Schwingungsdauer als eine besondere, der Pflanze dienstbare Kraftquelle betrachtet werden. Es genügt daher nicht, die Ursache einer Erscheinung im Licht überhaupt zu finden, sondern es muss die Strahlengattung, welche in einem bestimmten Falle die thätige ist, aufgesucht werden. Dies gelingt durch Ausschliessung gewisser Theile des Spectrums. Was aber der Erforschung der Einflüsse des Lichts auf die Vegetation bisher am meisten im Wege stand, das ist der Mangel einer brauchbaren photometrischen Methode; abgesehen von der grossen Schwierigkeit, die mittlere Lichtintensität während längerer Versuchsdauer zu bestimmen, handelt es sich besonders darum, eine photometrische Methode zu haben, welche wirklich die auf einen bestimmten Vegetationsvorgang wirksamen Strahlengattungen misst. Wenn die Silbersalze und das Chlorknallgas Mittel zur Bestimmung der chemischen Intensität bestimmter Lichtquellen darbieten, so sind doch derartige Beobachtungen keineswegs

geeignet, die Beziehung des Lichts zur Assimilation der Pflanze anzugeben, insofern gerade diejenigen Strahlen, welche ein Photometer dieser Art anzeigt, für die Sauerstoffabscheidung nicht in Betracht zu kommen scheinen; diese hängt vielmehr von den hellleuchtenden minder brechbaren Strahlen ab, deren Wirkung auf Silbersalze unbedeutend oder auch Null ist. Die Benutzung einer photometrischen Methode, welche allein die sichtbaren Strahlen misst, kann aber trotzdem nicht ohne weiteres für die physiologischen Beobachtungen genügen, da nicht alle sichtbaren Strahlen gleiche physiologische Wirkung haben und ausserdem hängen gewisse Vorgänge in der Pflanze, zumal die heliotropischen Krümmungen auch von den ultravioletten Strahlen ab[1]). Endlich würde eine gute, für physiologische Zwecke bestimmte photometrische Methode auch den Fluorescenzerscheinungen Rechnung tragen müssen.

Vergleichungen der gemessenen Kraft einer Vegetationserscheinung mit der gemessenen Intensität des dabei thätigen Lichts sind also für jetzt unmöglich. Es ist daher nöthig bei Beobachtungen über Lichtwirkungen auf Pflanzen, um sich nur verständigen zu können, entweder beliebige angebbare Lichtmaasse zu wählen oder die Pflanzen extremen Unterschieden auszusetzen, die sich wie Tageshelligkeit und Nacht verhalten. Selbstverständlich fällt damit die Möglichkeit hinweg, anzugeben, bei welcher Lichtintensität irgend ein Vorgang zuerst beginnt, bei welcher er aufhört, also die Grenzwerthe der Helligkeit, welche dazu nöthig ist, bestimmt anzugeben. — Noch ist hier einem nicht seltenen Irrthum vorzubeugen. Wenn man gewisse Vegetationserscheinungen in tiefer Finsterniss auftreten sieht, so wird nicht selten der Einwand laut, das sei eben noch keine absolute Finsterniss; der Einwand beruht aber auf einer unklaren Logik. Um eine Erscheinung als abhängig von der Temperatur darzustellen, genügt es, zu zeigen, dass dieselbe bei verschiedenen Thermometerständen in verschiedener Weise auftritt, Niemand verlangt, dass man auf den absoluten Nullpunct der Temperatur zurückgehe; wenn nun ebenso die Abhängigkeit einer Erscheinung vom Lichte dargethan werden soll, genügt es, zu zeigen, dass sie sich mit zunehmender und abnehmender Helligkeit gesetzlich ändert: ändert sie sich dabei nicht, so ist ihre Unabhängigkeit vom Lichte dargethan, auf absolute Finsterniss zurückzugehen, ist unnöthig; wenn z. B. die Cotyledonen der Pinuskeime in sehr tiefer Finsterniss ebenso grün werden wie im Tageslicht, so genügt dies zum Beweise, dass hier das Ergrünen vom Licht überhaupt unabhängig ist, absolute Finsterniss in den Versuch einzuführen, dürfte ebenso unmöglich sein, als es unnöthig ist.

a. Durchleuchtung der Pflanzentheile.

§ 2. Die Tiefe, bis zu welcher Lichtstrahlen in das Innere der Pflanzengewebe eindringen, hängt ab von ihrer Brechbarkeit und Intensität einerseits und anderseits von dem anatomischen Bau und der chemischen Natur der Inhaltsstoffe der Zellen. Dass unter sonst gleichen Umständen intensiveres Licht tiefer eindringt, folgt aus den Gesetzen der Absorption[2]), und was die Structur der Gewebe betrifft, so kommt zunächst die Grösse und Form der Intercellularräume in Betracht, weil es davon abhängt, wie oft der einfallende Strahl aus der Zellflüssigkeit und den imbibirten Häuten in Luft übergehen muss. Die Bedeutung dieser Beziehung ist leicht ersichtlich zu machen, wenn man an Blättern oder Gewebestücken unter der Luftpumpe die Zwischenzellräume mit Wasser injicirt; sie werden dann, gleich befeuchtetem Papier, stärker durchscheinend. Ein hoher Grad von Undurchsichtigkeit wird hervorgebracht, wenn die Zellenräume selbst sich mit Luft füllen, die trockenen Zellhäute mit färbenden Substanzen imprägnirt sind, wie bei den Kork- und Borkebildungen, die als schützende und verdunkelnde

---

1) Vergl. Wirkungen farbigen Lichts auf Pflanzen von Julius Sachs in Botan. Zeitg. 1864. No. 47—49.

2) A. Wüllner, Lehrbuch der Experimentalphysik. I. 785.



Verhüllungen so überaus häufig im Pflanzenreich auftreten. Den natürlichen Gegensatz zu diesen bilden die glatten, spiegelnden Flächen vieler jüngeren Internodien, Blätter und Früchte, wo ein Theil der auffallenden Strahlen durch Reflexion für die inneren Schichten verloren geht; dass anderseits eine dichte wollige oder filzartige Behaarung nicht nur für die Absorption und Emission der Wärmestrahlen, sondern auch des Lichts von Bedeutung sei, ist gewiss, aber über alle diese Verhältnisse fehlt es noch an Beobachtungen. — Die Tiefe, bis zu welcher Strahlen von verschiedener Farbe (Brechbarkeit) in das Innere durchscheinender Gewebe vordringen, hängt vorzugsweise von der Färbung der Säfte und körnigen Niederschläge in den Zellen ab. Meine Beobachtungen darüber, wohl die einzigen, die bisher in dieser Richtung gemacht wurden, führen zu dem Ergebniss, dass die Lichtstrahlen desto näher an der Oberfläche eines Pflanzentheils absorbirt werden, je brechbarer sie sind, so dass im Allgemeinen die ultravioletten, violetten und blauen weniger tief, als die grünen, gelben und rothen eindringen; die im Gewebe vorhandenen Farbstoffe machen natürlich bald den einen, bald den anderen Strahl eher verschwinden. Ein allseitig von Lichtwellen getroffener Pflanzentheil wird daher in verschiedenen Tiefen seines Gewebes nicht bloss von verschieden starkem, sondern auch von verschieden gemischtem Lichte durchleuchtet, und somit empfängt jede tiefere Schicht auch andere Kräfte. Dabei macht sich besonders der Chlorophyllgehalt des Gewebes geltend; eine reichlich mit Chlorophyllkörnern erfüllte Gewebeschicht bewirkt Absorptionserscheinungen, welche denen einer alkoholischen Chlorophylllösung analog sind, sie absorbirt mit grosser Kraft die ultravioletten, violetten und blauen Strahlen, ferner bestimmte Stellen des Gelb und Roth und bewirkt ausserdem eine eigenthümliche Fluorescenz. Wo daher an der Oberfläche eines voluminösen Pflanzentheils chlorophyllhaltige Schichten liegen, da erhalten die tieferen Lagen ein Licht, als ob sie sich hinter einer alkoholischen Chlorophylllösung befänden, d. h. vorzüglich tief rothes und grünes. Aus dem Principe der Erhaltung der Kraft fliesst nun die Folgerung, dass die Bewegungsgrösse der absorbirten Strahlen nicht verschwindet, sondern in neue Bewegungsformen umgesetzt wird, dass also die chemischen und thermischen Wirkungen bestimmter Strahlen gerade dort zunächst sich geltend machen müssen, wo sie absorbirt werden, insofern die absorbirten Strahlen nicht zur Bildung fluorescirter, minder brechbarer Lichtstrahlen Anlass geben. Daher wird es wenigstens im Allgemeinen begreiflich, warum in den Chlorophyllkörnern, wo die photochemischen Processe sich am entschiedensten geltend machen, auch so energische und vielseitige Absorptionen stattfinden. Strahlen, welche ein chlorophyllreiches Gewebe durchdrungen haben, werden daher auch nicht mehr im Stande sein, einer tiefer liegenden Chlorophyllschicht dieselben Kräfte zuzuführen. Damit hängt es gewiss zusammen, dass Blätter, in denen die Chlorophyllkörner die Zellwände vollständig bedecken, nur aus wenigen Zellschichten bestehen, während da, wo die Chlorophyllkörner in geringerer Zahl und zerstreut in den Zellen liegen, dickere Schichten des Gewebes damit versehen sind.

Zur Bestimmung der Tiefe, bis zu welcher Licht von einer dem Auge noch wahrnehmbaren Intensität in Gewebeschichten eindringt, benutze ich das einfache Diaphanoskop[1])

---

1) Ueber die Durchleuchtung der Pflanzentheile von J. Sachs in Sitzungsber. der k. k. Akad. d. Wiss. Wien 1860. XLIII.



Fig. 1; *a a* ist ein aus dickem Pappdeckel bestehendes cylindrisches Rohr, unten offen und so zugeschnitten, dass der Rand sich dicht an die Umgebungen des Auges andrücken lässt; über den geschlossenen oberen Theil lässt sich ein ebenfalls oben geschlossenes kürzeres Rohr *b b* von derselben Art stülpen; die beiden Deckstücke sind bei *o o* mit Löchern von c. 1 Cm. Durchmesser versehen. Das zu prüfende Gewebestück wird wie *c* in der Figur eingeschaltet, darauf das Rohr mit dem unteren Rande dicht vor das Auge gehalten, so dass seitwärts kein Licht eindringt, während man *o* gegen die Sonne selbst, eine weisse Wolke oder den blauen Himmel richtet. Zuweilen bedarf es längerer Zeit, bevor der anfangs unsichtbare Lichtschein bei *o* sichtbar wird. Wurden statt *c* mehrere Lagen frischer, grüner Blätter eingeschaltet und das Licht einer von der Mittagsonne beleuchteten weissen Wolke benutzt, so zeigte sich bei *o* Folgendes:

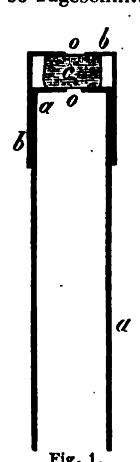


Fig. 1.

Object.	Durchgegangenes Licht.
3 junge Kirschblätter	hell, intensiv grün.
4 ,, Kirschblätter	schwacher rothbrauner Schein.
5 Kirschblätter	kein wahrnehmbares Licht.
7 Blattschichten von Sonchus asper	dunkelblutrother Schein.
9 ditto	undurchscheinend.
6 Blätter von Cynanchum vincetoxicum	dunkelblutrother Schein.
5 Blätter von Polygonum Fagopyrum	hellgrün.
8 ditto	dunkelblutroth.
Ein 3 Cm. dickes Stück unreifen Apfels	hellgrün, lichtstark.
Ein 3 Cm. dickes Stück einer Kohlrübe mit Schale	hellgrüner Schein.
ditto ohne die grüne Schale, und nur 2 Cm. dick	farblos, sehr hell.
Eine 3,7 Cm. dicke Kartoffel sammt doppelter Schale	roth durchscheinend.

Ferner liess[1]) die Längshälfte eines 10 Millim. dicken Internodiums von Sambucus nigra (Anfang Mai), quer durchleuchtet, stark hellgrünes Licht durch Rinde, Holz und Mark gehen, obgleich nur trübes Himmelslicht auffiel; bei gleicher Beleuchtung fiel hellgrünes Licht durch eine junge 14 Millim. dicke Aprikose; eine junge Feige von 18 Millim. Dicke lässt bei Sonnenlicht hellgrünen Schein bis in den inneren Raum eindringen, u. s. w.

Um das durch verschieden dicke Gewebeschichten hindurchscheinende Licht zu analysiren, benutzte ich 1860 (Ueber Durchleuchtung d. Pfl. Th. a. a. O.) ein Instrument, welches ich als analysirendes Diaphanoskop bezeichnete. Eine verbesserte Form desselben stellt das Spectroskop Fig. 2 dar[2]); *a, c, d* sind geschwärzte Messingröhren, die sich mit starker Rei-

1) Ueber den Einfluss des Tageslichts auf Neubildung und Entfaltung von J. Sachs, in Bot. Zeitg. 1863. Beilage p. 2.

2) Wirkungen farbigen Lichts von J. Sachs in Bot. Zeitg. 1864.

bung übereinander schieben lassen; auf dem Diaphragma *e* sind zwei Gravesand'sche Schneiden befestigt, deren eine durch die Schraube *s* verschiebbar ist. Die Entfernung vom Spalt bei *e* bis zum Diaphragma *b* ist 15 Cm., die Weite des Rohres *a* ist 3,6 Cm. Der Lichtstrahl *L L* gelangt von der Spalte aus durch die Blendung *b* in das Flintglasprisma *P*, dessen Axe im Durchmesser des Rohres *c* liegt und um diesen mittels eines nach aussen vorspringenden Griffes drehbar ist; der zerlegte Strahl tritt durch eine seitliche Oeffnung des Deckstückes *d d* heraus und unmittelbar in das dicht davor befindliche Auge. Zu untersuchende Gewebestücke werden vor dem Spalt in ähnlicher Art wie bei Fig. 1 befestigt; um dagegen Flüssigkeiten in Schichten von bestimmter Dicke zu untersuchen, wird die in Fig. 2 gezeichnete Vorrichtung in den vor den Schneiden befindlichen Theil des Rohres *a a* eingeschoben: *g* ist ein aus schwarzem Horn gearbeitetes Rohr mit einem ringförmigen Vorsprung nach innen; auf diesen wird zuerst eine der Glasplatten *x* mittels eines kurzen mit Gewinde versehenen Rohrs aufgeschraubt, dann die Flüssigkeit in den Raum *R* gegossen, die andere Glasplåtte *x* aufgelegt und mit einem ähnlichen Aufsatz fest geschraubt; unter jedes Glasplättchen kommt als Unterlage ein Kautschukring. Derartige Parallelgefässe sind mehrere nöthig, um die von dem Lichte zu durchsetzende Dicke des Raumes *R* zu variiren; *k* ist ein Korkring, um das Hornrohr in das Rohr *a* dicht einzuschieben. — Um zu sehen, ob ultraviolette, fluorescirende Strahlen durch eine Gewebeschicht hindurchgehen, bediente[1]) ich mich des Glascylinders *c c* Fig. 3, der mit mehreren Lagen schwarzen Papiers beklebt ist, letzterer besitzt bei *o* eine horizontale Spalte; der Cylinder wird bis *n* mit einer Auflösung von schwefelsaurem Chinin gefüllt; man richtet den Spalt *o* gegen eine Lichtquelle (Sonne, weisse Wolke), legt den zu prüfenden Pflanzentheil dicht vor *o*, während man das Auge dicht auf die obere Oeffnung des Glases hält. Lässt der Pflanzentheil fluorescirende Strahlen hindurch, so erblickt man in der Lösung einen von *o* ausgehenden schön blauen Lichtbüschel. Mittels des erwähnten analysirenden Diaphanoskops und des Apparates Fig. 3 zeigte ich 1860 (Durchleuchtung d. Pfl. Th. a. a. O., dass bei chlorophyllarmen oder chlorophyllfreien Geweben, die ultravioletten Strahlen schon von dünnen Schichten geschwächt und vernichtet werden, die violetten dringen schon tiefer ein, noch mehr die blauen, zuletzt verschwindet meist Grün und Roth; ich wies ferner nach, dass verschieden dicke Lagen chlorophyllhaltiger frischer Blätter Spectra ergaben, welche denen verschieden dicker Schichten von alkoholischen Chlorophylllösungen analog sind und zeigen, dass der in den Chlorophyllkörnern enthaltene Farbstoff auf das Licht eine ganz ähnliche Wirkung übt, wie das alkoholische Extract desselben. Diese Thatsache wurde 1862 auch von Simmler und 1863 von Valentin aufgefunden[2]). Die in der Chininlösung fluorescirenden Strahlen werden von grünen Blättern sehr energisch absorbirt. Entfärbt man die Blätter in Alkohol am Sonnenlicht, so verschwinden die dem Chlorophyll eigenen Absorptionserscheinungen, sie lassen das Spectrum vom Roth bis Violett hindurch; chlorotische und etiolirte Blätter verhalten sich ebenso, sogar die Fluorescenz im Chinin verhindern sie nicht; werden aber etiolirte Blätter einige Stunden dem Licht ausgesetzt und zeigen sie den Anfang des Ergrünens, so verhindern sie die Fluorescenz und es treten die Absorptionsstreifen des Chlorophylls auf (Sachs a. a. O. p. 278). Aus meiner Untersuchung über Durchleuchtung ent-

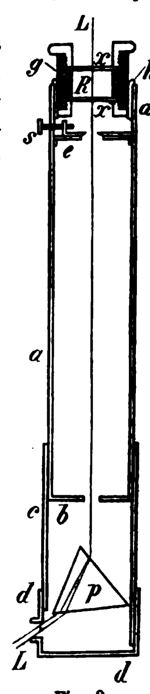


Fig. 2.



Fig. 3.

1) Durchleuchtung der Pfl. Th. a. a. O.

2) Der Gebrauch des Spectroskops zu physiol. und ärztl. Zwecken von Valentin. 1863. p. 69 ff., wo auch Näheres über das Chlorophyllspectrum selbst nachzusehen ist; über dasselbe vergl. ferner Harting in Pogg. Ann. Bd. 96. 1855. p. 543.

nehme ich noch beispielsweise folgende Beobachtungen, bei denen das Licht von einer weissen besonnten Wolke kam:

Eingeschaltetes Object.	Durchgegangenes Licht.
Kartoffelknolle: Schale derselben . . .	das ganze Spectrum, geringe Fluorescenz.
Scheibe des Parenchyms 1 Mill. dick . . .	das ganze Spectrum, starke Fluorescenz.
,, ,, ,, 7 Mill. dick . . .	das ganze Spectrum, keine Fluorescenz.
,, ,, ,, 10 Mill. dick . . .	Roth bis Blau.
,, ,, ,, 32 Mill. dick . . .	Roth bis Grün.
Unreifer Apfel.	
Schicht mit Schale 2 Mill. dick	Roth bis Violett, Fluorescenz.
Schicht ohne Schale 6 Mill. dick	Roth bis Blau.
,, ,, ,, 10 Mill. dick	Roth bis Grün.
,, ,, ,, 23 Mill. dick	Roth bis Grün (sehr schmal).

Es ist kaum nöthig zu bemerken, dass mit zunehmender Dicke des Pflanzentheils die Farbenreihen nicht nur kürzer, sondern auch die übrigbleibenden Farben lichtschwächer werden. — Die spectroskopische Untersuchung frischer bunter Blumenblätter oder anderer bunt (nicht grün) gefärbter Gewebe bietet eine grosse Mannichfaltigkeit, die aber bis jetzt auf kein Gesetz zurückgeführt ist und für welche physiologisch wichtige Beziehungen noch nicht erkannt sind [1]). Ebenso wenig ist über die etwaige physiologische Bedeutung der Fluorescenz innerhalb der Gewebe bekannt [2]). — Das ganze in diesem §. behandelte Thema bedarf überhaupt noch einer gründlichen und allseitigen Behandlung, das bis jetzt Bekannte sind nur Andeutungen, und wenn ich trotzdem dieses geringe und lückenhafte Material in den Vordergrund stelle, so geschieht es, weil meiner Ansicht nach derartige Untersuchungen künftig das Fundament für die Erforschung der Lichtwirkungen auf Pflanzen ergeben müssen.

b. Einfluss des Lichts auf Entstehung und Zerstörung der Pflanzenfarbstoffe.

§ 3. Die Entstehung des Chlorophyllfarbstoffes ist bei allen von mir untersuchten Mono- und Dicotylen an die Mitwirkung eines ziemlich intensiven Lichts gebunden; wenn die Helligkeit unter ein gewisses, nicht näher bekanntes Minimum sinkt, so nehmen die sich im Dunkeln entwickelnden Blätter statt der grünen eine hellgelbe Färbung an. Ganz anders verhalten sich die Cotyledonen der Gattungen Pinus und Thuja (vielleicht aller Gymnospermen); dieselben sind vor der Keimung farblos, bilden aber während der Keimung in der tiefsten herstellbaren Finsterniss dennoch sowie am Lichte den grünen Farbstoff. Nach einigen, noch nicht abgeschlossenen Untersuchungen ist es nicht unwahrscheinlich, dass auch die Wedel der Farnenstöcke sich ähnlich verhalten; für die übrigen Kryptogamen ist nichts bekannt. Jederzeit muss, mag das Ergrünen vom Licht abhängig sein oder nicht, eine Temperatur dazu mitwirken, welche ein bestimmtes, jeder Pflanze eigenthümliches Minimum übersteigt; in manchen Fällen liegt dieses Minimum höher als der Nullpunct der Wachsthumstemperatur der Blätter, so dass diese bei einem zwischenliegenden Grade wachsen können ohne grün zu werden; in solchen Fällen bleiben die Blätter von Mono- und Dicotylen selbst bei hellem Lichte gelb, die Cotyledonen der Pinuskeime werden dann auch im Finstern nicht grün. Die Mitwirkung bestimmter Temperaturen ist also eine für das Ergrünen allgemeine Bedingung, die des Lichts ist dagegen in manchen Fällen entbehrlich. — Wo nun das Licht einer der be-

1) Vergl. Durchleuchtung p. 281, und ferner Valentin, Gebrauch des Spectroskops p. 71.
2) Stockes in Pogg. Ann. Ergänzung IV. und Philos. Transactions 1852. II. p. 403, ferner Sachs in Flora, 1862. p. 210 ff.



dingenden Factoren des Ergrünens ist, da kommt noch die Frage in Betracht, welche Strahlengattungen hier die wirksamen sind. Nach dem vorliegenden Beobachtungsmaterial ist es ziemlich gewiss, dass alle Regionen des Sonnenspectrums die Ausbildung des grünen Farbstoffs bewirken können, dass aber die hellleuchtenden Strahlen, die gelben und beiderseits benachbarten die wirksamsten sind; die Wirkung des Lichts auf die Chlorophyllbildung ist, wie sich ausserdem direct zeigen lässt, nicht proportional der chemischen Wirkung desselben Lichts auf Chlorsilber.

Bei der Entstehung der Chlorophyllkörner hat man, wie ich gezeigt habe[1]), den Gestaltungsvorgang der Körner von der Ausbildung des in ihnen enthaltenen Farbstoffs zu unterscheiden. Der erstere geschieht in der Art, dass das wandständige Protoplasma der Zellen in wandständige Portionen, Körner zerfällt, ganz ähnlich, wie es bei der wandständigen Gonidienbildung mancher Algen stattfindet. Dieser Vorgang kann auch bei Mono- und Dicotylen in tiefer Finsterniss sich ereignen, wie ich bei Phaseolus multiflorus, Cucurbita, Beta vulgaris, Helianthus annuus und tuberosus, Dahlia variabilis und Allium Cepa beobachtet habe[2]). Auf diese Art entstehen gelbe (vergeilte) Chlorophyllkörner, welche, wenn man die Pflanzen dem Licht aussetzt, grün werden und sich vergrössern. Bei normalem Wachsthum hält die Bildung des Farbstoffs mit der Gestaltung der Körner wohl immer gleichen Schritt, zuweilen beobachtet man auch die grüne Färbung im Protoplasma vor seinem Zerfallen in Körner[3]). Die beiden zur Ausbildung des Chlorophyllkorns nöthigen Vorgänge sind also in gewissem Sinne unabhängig von einander und nur der chemische Process des Ergrünens ist bei den genannten Pflanzenclassen unmittelbar abhängig vom Lichte. Es ist aber nicht unwahrscheinlich, dass nur ein Bestandtheil des grünen Farbstoffs selbst die Mitwirkung des Lichts zu seiner Entstehung bedarf. Es ist nämlich nach den Angaben Frémy's[4]) möglich, dass das Chlorophyllgrün aus einem blauen und einem gelben Bestandtheil gemischt und dass der gelbe derselbe Farbstoff wäre, der den vergeilten im Finstern gebildeten Chlorophyllkörnern ihre Färbung verleiht. Daraus würde dann folgen, dass, wenn man etiolirte Pflanzen an das Licht stellt, nicht sowohl ein grüner, als vielmehr ein blauer Farbstoff sich bilde, der mit jenem schon vorhandenen gelben zusammen grün giebt. Frémy's Versuch, der indessen einer weiteren Verfolgung bedarf, ist dieser: er versetzte das alkoholische grüne Chlorophyllextract mit einem Gemisch von 2 Raumtheilen Aether und 1 Theil verdünnter Salzsäure; nach dem Schütteln lagert sich eine gelb gefärbte ätherische Schicht über die blaue salzsaure. — In solchen Zellen, welche ohne Mitwirkung des Lichts grünen Farbstoff erzeugen, könnte eine Substanz enthalten sein, welche auf das der Ergrünung fähige Protoplasma ebenso wirkt, wie in den anderen Fällen das Licht; dafür spricht die von mir aufgefundene Thatsache[5]), dass die etiolirten Chlorophyllkörner und selbst das Protoplasma solcher Zellen, welches später erst in Chlorophyllkörner zerfallen würde, durch Zusatz von rauchender Schwefelsäure eine grüne Färbung annimmt, welche derjenigen vollkommen gleicht, die durch Einwirkung derselben Säure auf fertiges grünes Chlorophyll entsteht. Die Angaben über die chemische Zusammensetzung des Chlorophyllgrüns geben keine Handhabe für weitere Schlüsse[6]). Ueber die Beziehung des Eisens zur Chlorophyllbildung ist die Abhandlung »Nährstoffe« nachzusehen.

Die älteren Angaben über das Ergrünen im Finstern, zumal die oft citirten Humboldt's sind z. Th. unrichtig, z. Th. nicht hinreichend bestimmt, um wissenschaftlich brauchbar

1) Lotos, Prag 1859, Januar, dann Botan. Zeitg. 1862. p. 365 und 1864. p. 289.

2) Vergl. hierher gehörige Angaben von Arthur Gris in Ann. des sc. nat. 1857: Récherches microscopiques sur la chlorophylle.

3) Cucurbita und Vicia Faba, Bot. Zeitg. 1862. p. 366.

4) Ann. des sc. nat. 1860. T. XIII. p. 45.

5) Lotos, Prag. 1859 Januar.

6) Pfaundler in Ann. der Chem. u. Pharmazie XII. p. 37.

zu sein [1]). Die grünen Embryonen vieler Pflanzen sind nicht, wie man lange glaubte, ein Beweis dafür, dass hier Chlorophyll ohne Licht entsteht, sondern, wie ich zuerst durch meine Untersuchung über Durchleuchtung der Pflanzentheile allgemein begründete, nur dafür, dass hier Licht von hinreichender Intensität durch Carpelle und Samenhäute eindringt, um das Ergrünen zu bewirken. Dasselbe folgt aus dem von ihm selbst missverstandenen Versuche J. Böhm's (vergl. Bot. Zeitg. 1859. p. 28), wonach die Embryonen von Acer, Raphanus, Astragalus, Celtis, wenn sie sich im Finstern ausbilden, nicht grün werden. Den ersten Beweis für die Entstehung von Chlorophyll in sehr tiefer Finsterniss lieferten mir die Keimpflanzen von Pinus Pinea 1859 (Lotos a. a. O.) und später P. sylvestris, canadensis, Strobus und Thuja orientalis [2]). Hier werden die vorher farblosen Cotyledonen auch dann grün, wenn sie im keimenden Samen von dem undurchsichtigen Endosperm, der Samenschale, einer 1—2 Zoll dicken Erdschicht umgeben sind, während der sie enthaltende Blumentopf mit einem undurchsichtigen Recipienten bedeckt in einem finstern Raume steht; gleichzeitig in denselben Töpfen keimende Samen von Gräsern, Cruciferen u. s. w. vergeilen dabei vollständig. — Die oben im §. gethane Erwähnung der Farnen stützt sich auf Versuche mit kräftigen Wurzelstöcken von Adianthum capillus Veneris, Polypodium vulgare, Aspidium spinulosum, Scolopendrium officinarum und Pteris chrysocarpa, deren sämmtliche Wedel, auch die jüngsten, eben die Erde erst durchbrechenden abgeschnitten wurden und die ich dann in tiefer Finsterniss weiter wachsen liess; die hier gebildeten Wedel erhoben sich auf sehr hohen Stielen, ihre Lamina war winzig klein und blieb Monate lang in ihrer Knospenlage, aber sie war intensiv grün gefärbt; es ist möglich, dass der grösste Theil dieses Chlorophylls schon vorher in der Knospe gebildet war, aber auch in dieser liegen bei den genannten Arten die jüngsten dem Licht entzogen, weil sie von den älteren noch in der Knospenlage befindlichen dicht umhüllt werden und z. Th. die umgebende Erde selbst sie dem Licht entzieht; nimmt man hinzu, dass diese Farnen ohnehin an schattigen Orten wachsen, so kann das zu den jungen Wedeln gelangende Licht eine nur sehr unbedeutende Intensität haben. — J. Böhm publicirte 1863 die ganz vereinzelte Beobachtung [3]), dass die Cotyledonen der Pinus Pinea im Finstern nicht grün werden, wenn sie bei 5—7° R. keimt, er hat aber die allgemeine gesetzliche Beziehung der Temperatur zum Ergrünen nicht erkannt. In Flora 1864 No. 32 habe ich dagegen gezeigt, dass in allen Fällen die Temperatur maassgebend für das Ergrünen sowohl in Licht als im Finstern ist, dass nur oberhalb eines bestimmten Temperaturminimums das Chlorophyllgrün sich ausbildet und dass bei Mono- und Dicotylen ausserdem noch Licht mitwirken muss. Bei Pinus Pinea und canadensis blieben die Cotyledonen gelb oder theilweise gelb, als sie bei 11° bis 7° C. keimten. Es zeigt dies, was Böhm übersehen hat, dass eine Temperatur, welche für die Formentwickelung der Keimtheile genügt, noch nicht immer im Stande ist, das Ergrünen zu bewirken. Diese interessante Thatsache hatte ich schon in dem kalten Sommer 1862 an Holcus saccharatus, Zea Mais, Setaria italica, Cucurbita Pepo, Phaseolus multiflorus und vulgaris im Freien beobachtet; indem die niedere Temperatur des Juni wohl hinreichte, um das Emporwachsen neuer Blätter an diesen Pflanzen zu bewirken, aber nicht, sie ergrünen zu lassen, sie blieben gelb, obgleich sie von dem Tageslichte getroffen wurden; als später wärmeres Wetter eintrat, wurden sie grün. Meine a. a. O. beschriebenen Versuche zeigten, dass bei Phaseolus multiflorus die gelben Blätter etiolirter Keimpflanzen bei einer Lufttemperatur von 30—33° C. binnen wenigen Stunden grün wurden, wenn sie dabei dem Licht ausgesetzt waren, aber völlig unverändert blieben, wenn sie unter einem undurchsichtigen Recipienten standen; bei 17—20° C. ging das Ergrünen im Lichte viel lang-

1) Vergl. Röper's Uebersetzung von De Candolle's Physiologie II. 694 und 704.

2) Flora, 1862. p. 213, 1864. No. 32.; Hugo von Mohl (Bot. Zeitg. 1861. p. 258) zeigte, dass der im Finstern gebildete grüne Farbstoff der Keime von Pinus Pinea in der That Chlorophyll ist; er ist an Körner gebunden, nimmt wie echtes Chlorophyll mit Schwefelsäure eine blaugrüne Färbung an und die alkoholische Lösung fluorescirt mit rother Farbe.

3) Sitzungsber. der k. k. Akad. d. Wiss. Wien 1863. XLVII. p. 349.



samer und bei 8—10 ° C. trat binnen 7 Stunden keine Spur von Grün auf, bei Temperaturen unter 6 ° C. blieben die Blätter etiolirter Pflanzen binnen 15 Tagen am Lichte gelb. Etiolirte Keimpflanzen von Zea Mais wurden bei 34—25 ° C. im Finstern binnen 7 Stunden nicht grün, bei schwachem Licht im Zimmer zeigte sich schon nach $1^1/_2$ Stunde das Ergrünen, nach 7 Stunden waren die Blätter schön und satt grün; bei 16—17 ° C. unter gleicher Beleuchtung wurde erst nach 5 Stunden die erste Spur von Chlorophyll bemerklich, bei 13—14 ° C. war selbst nach 7 Stunden noch nichts davon zu bemerken und bei Temperaturen unter 6 ° C. blieben die Blätter am Lichte binnen 15 Tagen unverändert gelb. — Etiolirte Keimpflanzen von Brassica Napus dagegen[1]) wurden bei 7—14 ° C. in 24 Stunden am Fenster grün und bei 3—5 ° C. zeigte sich nach 3 Tagen eine Spur Grün, welches sich binnen 7 Tagen sättigte. — Die jungen gelben Blätter von Allium Cepa (aus Zwiebeln treibend) blieben im Freien bei 0—9,4 ° C. binnen 9 Stunden gelb, bei 15 ° C. und etwas schwächerer Beleuchtung wurden sie hellgrün, im Lichte des Zimmers bei 20—30 ° C. ziemlich sattgrün. Die etiolirten Blätter keimender Zwiebeln von Allium Cepa zeigten an einem trüben Tage im Zimmer Folgendes: bei 33 — 36 ° C. im Finstern nach 4 Stunden unverändert gelb, im Lichte deutlich grün, bei 13 — 14 ° C. unverändert gelb. — Diese und andere Versuche an Carthamus tinctorius und Cucurbita Pepo zeigen aufs bestimmteste, dass bei diesen Pflanzen weder Licht allein, noch hohe Temperatur allein zum Ergrünen genügt, vielmehr muss Licht und Wärme von bestimmter Intensität zusammenwirken. Bei gleicher Beleuchtung beschleunigt die steigende Temperatur den Vorgang, bei Cucurbita schien es, als ob bei gleicher Beleuchtung das Ergrünen dem Quadrat der Temperatur proportional fortschritte, worüber weitere Beobachtungen zu machen sind. — Zur Anstellung derartiger Versuche bediene ich mich, wenn es auf hohe Temperaturen ankommt, des in der Abhandlung ,,Wärmewirkungen'' beschriebenen Heitzapparates.

Der Einfluss des Lichts auf das Ergrünen ist durchaus local, auf die vom Lichte wirklich getroffenen Stellen beschränkt, ohne sich auf benachbarte im Finstern befindliche Theile fortzupflanzen. Legt man ein sehr dünnes Bleiband um ein etiolirtes Blatt und setzt es dem Licht aus, so färbt sich der beleuchtete Theil grün, nur die beschattete Stelle nicht; dies geschieht aber nur dann, wenn das Bleiband sehr dicht anliegt; dringt dagegen noch hinreichend Licht unter dasselbe, und scheint die Sonne auf das Blatt, so wird die beschattete Stelle eher grün als die anderen, weil das Bleiband sich erwärmt und die höhere Temperatur selbst bei geringerem Licht ein rascheres Ergrünen bewirken kann; so fand ich es bei Zea Mais; auf gleiche Art dürfte sich die Thatsache erklären, dass etiolirte Maispflanzen mit einer Papierrolle bedeckt dem Sonnenlicht ausgesetzt eher ergrünen, als ohne diese beschattende Umhüllung, welche erwärmend auf die darin enthaltene Pflanze wirkt[2]).

Ausser dem Sonnenlicht sind auch andere Lichtquellen im Stande, das Ergrünen des Chlorophylls zu bewirken: P. De Candolle[3]) sah etiolirte Keimpflanzen von Lepidium sativum, Sinapis alba, Myagrum sativum bei dem Licht von 6 Argandischen Lampen ergrünen; das aus den glühenden Kohlenspitzen eines mächtigen elektrischen Leuchtapparates entwickelte Licht färbt nach Hervé Mangon[4]) Roggenblätter intensiv grün.

Der Einfluss verschiedener Lichtfarben auf das Ergrünen etiolirter Pflanzen wurde von Daubeny, D. P. Gardner, Hunt, Guillemain und mir untersucht. Indem ich wegen der übrigen auf meine Abhandlung über Wirkungen farbigen Lichts auf Pflanzen in der Bot. Zeitung 1864 verweise, hebe ich hier nur die Resultate Guillemain's und die von mir benutzte Methode hervor. Nach dem Vorgange Gardner's brachte Guillemain[5]) die Keimpflanzen (Gerste) in die durch Schirme gesonderten Abtheilungen des Sonnenspectrums, welches er in einem

1) Dieser Pflanze genügt für ihre Keimung eine viel niedrigere Temperatur als den vorigen.
2) Vergl. meine Angaben in Flora, 1862. p. 214.
3) Mém. prés. à l'institut des sc. par divers savans: Math. et phys. 1806. T. I. 332.
4) Comptes rendus, 1861. p. 243.
5) Production de la Chlorophylle etc. Ann. des sc. nat. 1857. VII. p. 160.



dunklen Zimmer durch Prismen von Bergkrystall, Steinsalz und Flintglas entwarf; er beobachtete die Geschwindigkeit und Intensität des Ergrünens (wegen der dabei nöthigen Vorsichtsmaassregeln ist seine Abhandlung nachzusehlagen) und gelangt zu folgendem Schluss: »Wenn man die Curve der Lichtintensitäten (des Sonnenspectrums) einerseits bis zu den äussersten fluorescirenden Strahlen und anderseits bis zum Wärmemaximum verlängerte, ohne sie plötzlich jenseits des Roths und Violetts sinken zu lassen, so würde sie nahezu in einem jeden ihrer Puncte die relative Fähigkeit jedes Strahles, Chlorophyllbildung zu bewirken, bezeichnen«. Demnach fällt die grösste chlorophyllbildende Kraft auf die gelben und benachbarten Strahlen, was mit Gardner's früheren Angaben bestens übereinstimmt. Schon daraus folgt, dass die Wirkung des Lichts auf das Ergrünen nicht proportional ist seiner Wirkung auf Silbersalze und Chlorknallgas, und Gardner zeigte schon, dass das durch eine Auflösung von doppeltchromsaurem Kali gegangene Licht, welches seine Wirkung auf die Daguerre'sche Platte verloren hatte, dennoch im Stande ist, Pflanzen grün zu färben. Die Nichtcoincidenz dieser beiden Wirkungen habe ich noch bestimmter mit Hilfe des Apparates Fig. 4 dargethan[1]). In zwei gleiche und farblose Glascylinder wie Ci bringt man einige Centimeter hoch Erde oder Sand (e) zur Aufnahme der Samen; man bedeckt sie mit undurchsichtigen Recipienten und wenn die etiolirten Keimpflanzen ihre ersten gelben Blätter hinreichend entwickelt haben, stellt man die Gefässe in die grösseren Cylinder Ca, die ebenfalls aus farblosem Glase bestehen. Vorher aber wird auf jeden Cylinder Ci der Kork k sehr dicht aufgesetzt und mit der Kautschukplatte kt ein noch festerer Verschluss erzielt. Der Kork k trägt den Drath d, an welchem eine Pappdeckelplatte $\alpha\,\alpha$ befestigt ist; diese ist mit schwarzem Sammet überzogen, über welchen zwei Stanniolstreifen $\delta\,\delta$ quer gezogen sind, sie dienen dazu, ein Stück frisch bereitetes photographisches Papier (Albuminpapier mit salpetersaurem Silberoxyd und Kochsalz getränkt) festzuhalten; β ist eine gleichgrosse, ebenfalls mit schwarzem Sammet überzogene Pappdeckelplatte, welche an den Drath d' befestigt ist und sich mittels des herausragenden Theils desselben drehen lässt. Bei dem einen dieser Apparate füllt man den Zwischenraum der Cylinder mit einer gesättigten Lösung von Kali bichromicum (F), bei dem andern mit einer ammoniakalischen Lösung von schwefelsaurem Kupferoxydammoniak, die so dunkel ist, dass sie nur wenig Roth, Gelb, Grün oder keine dieser Strahlen durchlässt, wenn das Licht durch eine Schichte dieser Lösung von der angewendeten Dicke fällt. Die Zusammenstellung dieser Apparate geschieht in einem dunklen Raum und die Platte β wird zunächst zugedreht. Dann stellt man beide Apparate neben einander an einen hellen, aber nicht von der Sonne getroffenen Ort und dreht die Platte β ab, so dass das Papier p von dem durch die Flüssigkeit fallenden Licht, welches auch die Pflanzen trifft, beleuchtet wird. Bei Beendigung des Versuchs werden die Platten β zuerst wieder geschlossen, dann die Apparate in den dunklen Raum gebracht und zernommen, um den Effect zu beurtheilen. Die orange gefärbte chromsaure Lösung lässt bei 1—2 Cm. Dicke nur Roth, Orange, Gelb und etwas Grün durch, die richtig concentrirte Kupferoxydammoniakflüssigkeit absorbirt diese Strahlen zum grössten Theil oder ganz und lässt dafür Blau, Violett und Ultraviolett hindurch; das durch die erstere fallende Licht hat seine Wirkung auf photographisches Papier fast ganz verloren, das durch die dunkle blaue Lösung dringende besitzt sie in hohem Grade. Die mit Triticum vulgare, Carthamus tinctorius, Sinapis alba, Pisum sativum, Lupinus albus, Zea

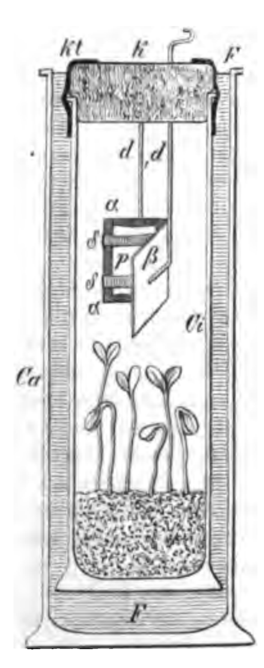


Fig. 4.

1) Wirkungen farbigen Lichts auf Pfl. in Bot. Zeitg. 1864.

Mais gemachten Versuche zeigten nun, dass die etiolirten Blätter in dem hellen Lichte der orangen Lösung ebenso oder etwas schneller grün wurden, als die im blauen Licht, während das photographische Papier im ersten Falle keine oder sehr geringe, im zweiten eine sehr starke photographische Wirkung (Bräunung) erkennen liess (Näheres in meiner genannten Arbeit).

§ 4. **Zerstörung des grünen Farbstoffs durch Licht.** Das alkoholische Extract chlorophyllhaltiger Pflanzentheile erfährt durch Sonnenlicht eine Zersetzung derart, dass die grüne Färbung verschwindet, während eine mehr oder minder rein gelbe Lösung zurückbleibt. Directes Sonnenlicht bewirkt diese Veränderung in sehr kurzer, diffuses Tageslicht in viel längerer Zeit. Es scheint, dass das Chlorophyll verschiedener Pflanzen in dieser Hinsicht verschieden empfindlich ist, dass zumal das von alten Blättern langsamer gesetzt wird, als das von jungen, doch bedarf dies weiterer Prüfung. Auch bei der Zerstörung der grünen Farbe, wie bei ihrer Bildung im lebenden Chlorophyllkorn sind die hellleuchtenden Theile des Sonnenspectrums die thätigsten, wenn auch die stark brechbaren Strahlen, aber langsamer, in gleichem Sinne wirken. Auch hier ist die chemische Wirkung des Lichts seiner Wirkung auf Silbersalze nicht proportional. — Mit Chlorophylllösung grün gefärbtes reines Filtrirpapier wird am Licht im lufttrockenen Zustande entfärbt. — Die hier zu Grunde liegenden, durch das Licht eingeleiteten chemischen Vorgänge sind unbekannt.

Zur Demonstration der Thatsache, dass die minder brechbare Hälfte des Sonnenspectrums auf die Zerstörung der grünen Farbe energischer einwirkt, als die sogenannten chemischen Strahlen, habe ich folgende Versuche gemacht[1]). Man stellt drei Vorrichtungen wie Fig. 5 neben einander an einen sonnigen Ort. Das farblose Glasgefäss *C* enthält in dem einen Falle Wasser, im zweiten eine gesättigte Lösung von Kali bichromicum, im dritten eine dunkle Kupferoxydammoniakflüssigkeit. Das sorgfältig verkorkte Reagensrohr *e* ist mittels eines Drathes an den Kork *k* befestigt und hängt in der Flüssigkeit; es ist in den drei Vorrichtungen mit derselben alkoholischen Lösung von Chlorophyll[2]) gefüllt. Die Versuche mit einem dunklen Extract von jungen Roggenblättern und Spinat ergaben, dass die Entfärbung im gemischten orangen Licht ebenso schnell wie im weissen erfolgt, dass dagegen das durch die blaue Lösung gegangene, auf photographisches Papier sehr wirksame Licht, auffallend langsamer wirkte. Die das Reagensrohr umgebende Flüssigkeitsschicht war 1 und 2 Cm. dick. — Um den Effect des Lichts auf das photographische Papier und zugleich auf das Chlorophyll zu beobachten, füllte ich kleine und grosse Reagensröhren mit der Lösung und brachte sie in den inneren Cylinder der Fig. 4, andere wurden dem Sonnenlicht unmittelbar ausgesetzt. Das Weizenchlorophyll wurde in diesem Falle hinter der chromsauren Kalilösung wie im weissen Licht, in 2 Stunden entfärbt, während das photographische Papier sich nur wenig bräunte (bei directem Sonnenlicht), das durch die Kupferflüssigkeit fallende Licht wirkte heftig auf das Silbersalz, während die grüne Lösung binnen 2 Stunden keine Veränderung zeigte.



Fig. 5.

Von besonderem Interesse ist die Thatsache, dass das durch eine Schicht von Chlorophylllösung gegangene Licht keine Wirkung auf eine zweite Schicht derselben Lösung ausübt, so lange jene in der Entfärbung begriffen ist; das die Entfärbung bewirkende Licht ver-

---

1) Wirkungen farbigen Lichts auf Pfl. in Bot. Zeitg. 1864. p. 362.

2) Um reinere Chlorophylllösungen zu erhalten, kocht man die frischen Blätter mehrmals mit Wasser, drückt sie aus und bringt sie in absoluten Alkohol; die von mir benutzten Lösungen waren immer in dieser Art hergestellt.

liert die Kraft (die Strahlen) noch einmal dasselbe zu thun. Der Beweis dafür kann durch die Zusammenstellung Fig. 5 geliefert werden, wenn man den Raum zwischen *C* und *e* mit derselben Chlorophylllösung wie in *e* füllt. Man lässt die Sonne solange darauf scheinen, bis die äussere Lösung eben entfärbt ist, und findet dann die innere noch unverändert grün; ersetzt man jene durch frische Lösung und nimmt diese sogleich wieder weg, wenn sie eben gelb geworden ist, so findet man auch jetzt noch die innere unverändert; in einem Falle konnte ich so die äussere Lösung 4mal erneuern, ohne dass im inneren Rohr eine Entfärbung eintrat. Ist dagegen die umgebende Flüssigkeit entfärbt, so wirkt das durchfallende Licht auch auf die innere entfärbend, wodurch die obige Behauptung bewiesen wird: durch seine entfärbende Wirkung verliert das Licht seine entfärbende Kraft [1]). Daraus ist nun auch zu schliessen, dass bei gleichem Volumen der grünen Lösung die Geschwindigkeit der Entfärbung von der Fläche abhängt, welche jene dem Lichte darbietet.

Dagegen besitzt das durch eine Chlorophylllösung gegangene und sie zersetzende Licht noch die Fähigkeit, Chlorophyllbildung in lebenden Pflanzen zu bewirken. Die chlorophyllbildenden Strahlen sind also nicht dieselben, wie diejenigen, welche es zersetzen. Es wurden in drei Cylindern wie *Ci* in Fig. 4 Weizenkörner im Finstern zur Keimung gebracht. Diese Gefässe dann sorgfältig verschlossen und folgendermassen behandelt; das Eine blieb dem Lichte des Zimmers unmittelbar ausgesetzt; das zweite wurde in einen Cylinder *Ca* (Fig. 4) gestellt und der Zwischenraum von 1 Cm. Dicke mit doppeltchromsaurer Kalilösung gefüllt; das dritte wurde in gleicher Weise behandelt, aber der Zwischenraum mit alkoholischer Lösung von Roggenchlorophyll gefüllt, die so verdünnt war, dass man die Pflanzen im inneren Cylinder noch sehen konnte. Der Versuch dauerte von 9 Uhr Morgens bis 8 Uhr Nachmittags bei 14—15° C. Die vorher gelben Blätter waren in allen drei Apparaten deutlich grün. Ein späterer Versuch mit Rapskeimpflanzen hinter einer sehr dunklen Chlorophylllösung zeigte, dass hier das Ergrünen merklich später eintrat als im weissen Lichte.

Ueber den chemischen Process bei der Zersetzung des Chlorophyllfarbstoffs durch das Licht ist aus einer Mittheilung von Jodin [2]), welcher, wie es scheint, mit reinem Farbstoff experimentirte, nur das bekannt, dass dabei sehr namhafte Quantitäten von Sauerstoff absorbirt und geringe Mengen von Kohlensäure gebildet werden: 21,5 C. C. der alkoholischen Lösung, welche 0,0731 Grmm. Chlorophyll enthielten, absorbirten in weniger als einem Monat am Licht 87,4 C. C. Sauerstoff, wobei 3 C. C. Kohlensäure gebildet wurden; 1 Gewichtstheil Chlorophyll nahm also 0,72 Gewichtstheile Sauerstoff auf. Eine gleiche Lösung, die sich im Finstern binnen derselben Zeit nicht entfärbt hatte, zeigte keine wahrnehmbare Sauerstoffabsorption. Aehnlich scheinen sich nach Jodin die alkalischen Lösungen des Farbstoffs zu verhalten, die während langer Zeit im Finstern keinen Sauerstoff absorbirten und sich nicht entfärbten, am Licht aber beides thaten. — Analog verhalten sich auch die Lösungen des Xanthophylls (welches nach Jodin das Chlorophyll immer begleitet und eine fettartige Substanz von gelber Farbe, weich und bei 30—40° C. schmelzbar ist, durch Alkalien verseift wird, in Alkohol, Aether u. s. w. löslich, in Chlorwasserstoffsäure unlöslich ist; es enthält keinen Stickstoff, den Jodin dem Chlorophyll entschieden zuschreibt); 11 C. C. einer alkoholischen Lösung, welche 0,088 Grmm. Xanthophyll enthielten, absorbirten binnen 23 Tagen am Licht 11,73 C. C. Sauerstoff unter Bildung von 0,19 C. C. Kohlensäure; es kam auf ein Gewichtstheil Xanthophyll demnach 0,18 Gewichtstheil Sauerstoff: die Sauerstoffabsorption einer gleichen Lösung im Finstern war dagegen sehr unbedeutend; noch auffallender war der Unterschied im Licht und im Finstern bei der wässrigen Natronlösung des Xanthophylls. —

1) In gleichem Sinne ist auch wohl die Bemerkung Eisenlohr's (Lehrbuch der Physik, 1857, p. 218) zu deuten: Draper habe gezeigt, dass diejenigen Strahlen, welche im Chlorwasser die Entbindung von Sauerstoffgas bewirken, nachher dem durch die Flüssigkeit gegangenen Lichte fehlen.

2) Comptes rendus, 1864. T. 59, p. 859.



Dieses Verhalten ist übrigens dem Chlorophyll und Xanthophyll nicht eigenthümlich, da Jodin ganz ähnliche Erscheinungen an ätherischen Oelen und Gerbstoff beobachtete (vergl. § 12).

§ 5. Erhaltung der Chlorophyllkörner durch das Licht. Werden vegetirende Pflanzen mit grünen Blättern oder abgeschnittene grüne Blätter in einen finstern Raum gebracht, oder wird ein Blatt einer am Lichte stehenden Pflanze allein mit einer undurchsichtigen Umhüllung versehen oder auch nur ein Theil eines Blattes so behandelt, so tritt bei sehr vielen Pflanzen (zunächst beobachtet bei Mono- und Dicotylen) eine radicale Zerstörung der Chlorophyllkörner ein. Die verdunkelten Stellen werden erst fahlgrün, gelbfleckig, endlich ganz gelb. Bei manchen Pflanzen (Tropaeolum majus, Phaseolus) geschieht dies selbst dann, wenn sie, am Fenster erwachsen, dem diffusen Licht im hinteren Raum eines Wohnzimmers ausgesetzt werden. — Die mikroskopische Beobachtung zeigt, dass diese Entfärbung nicht bloss von einer Zerstörung der grünen Farbe, sondern von einer Auflösung und endlichem Verschwinden der Chlorophyllkörner selbst herrührt; sie verlieren zunächst ihre Amylumeinschlüsse, verändern ihre Form und während der Farbstoff fahl und endlich gelb wird, verschwindet auch die protoplasmatische Grundmasse der Chlorophyllkörner aus den betreffenden Zellen, endlich bleiben in diesen nur noch sehr kleine, fettglänzende, gelbe Körnchen übrig, die keineswegs den etiolirten Chlorophyllkörnern zu vergleichen sind, welche bei der Neubildung von Blättern im Finstern auftreten.

Diese Erscheinungen wurden zum Theil schon von A. Gris[1]) beobachtet und von mir in der Bot. Zeitung 1864, p. 290 für Cheiranthus Cheiri, Brassica Napus, Tropaeolum majus beschrieben. Die Veränderungen, welche die Chlorophyllzellen der Blätter im Herbst vor dem Abfallen darbieten, haben mit jenen die grösste Aehnlichkeit, wie aus meiner Abhandlung »über die Entleerung der Blätter im Herbst«, Flora 1863, p. 200, hervorgeht; ähnlich sind auch die Vorgänge in Blättern, welche im Sommer bei der Fruchtreife monocarpischer Pflanzen stattfinden (z. B. Brassica, Pisum sativum, Nicotiana). Manche grüne Blätter werden dagegen im Finstern nicht gelb, auch Cactus speciosus zeigte binnen 3 Monaten im Finstern keine Veränderung seines bereits gebildeten Chlorophylls, obgleich die neugebildeten Sprossen etiolirt waren: Selaginella blieb 4—5 Monate im Finstern grün. Die Entfärbung und Entleerung der Blattzellen im Finstern geschieht um so schneller, je höher die Temperatur ist. Auch langdauernde Trockenheit des Bodens bewirkt zuweilen (Phaseolus, Tropaeolum majus) die gleiche Veränderung der Blätter, die hier, wie in allen anderen genannten Fällen, immer bei den ältesten beginnt und zu den jüngeren fortschreitet.

§ 6. Noch unerklärt ist die von mir aufgefundene Thatsache, dass grüne Blätter, besonders solche von zarterer Structur, bei starkem Sonnenlicht eine hellere Färbung annehmen, um im Schatten nach kurzer Zeit wieder dunkelgrün zu werden. Durch theilweise Beschattung eines Blattes gelingt es, Schattenbilder auf seiner grünen Fläche zu erzeugen, die aber, sobald das ganze Blatt entweder beschattet oder beleuchtet wird, wieder verschwinden, indem im ersteren Falle die ganze Fläche dunkler, im zweiten heller wird. Hervorzuheben ist, dass zumal die Beschattung eines Blattes durch ein anderes die genannte Wirkung zeigt, mit anderen Worten, das durch ein grünes Blatt gefallene Licht, welches dessen grüne Färbung heller gemacht hat, verliert diese Wirkung auf ein zweites Blatt.

1) Recherches micr. sur la chlorophylle: Ann. des sc. nat. 1857.



Das abwechselnde Heller- und Dunklerwerden grüner Blätter, wenn sie abwechselnd hellem Sonnenlicht und diffusem Tageslicht oder tiefem Schatten ausgesetzt werden, habe ich 1859 beschrieben[1]; die dort versuchte Erklärung aber schon Flora 1862, p. 220 als ungenügend bezeichnet. — Die Thatsache selbst lässt sich am einfachsten dadurch constatiren, dass man geschmeidige Bleistreifen um grüne Blätter legt, welche von der Sonne beschienen werden; nimmt man 10—30 Minuten das Bleiband ab, so findet man den Schatten desselben als dunkelgrünes Bild auf hellgrünem Grunde; verweilt dann das Blatt mehrere Minuten im diffusen Licht, so werden die hellen Theile ebenso dunkel, wie das Schattenbild, setzt man das letztere dagegen dem Sonnenlicht aus, so wird es so hell, wie der hellgrüne umgebende Theil, in beiden Fällen verschwindet das Bild also. Es ist zur Erzeugung des Schattenbildes, wie schon aus dem oben Gesagten folgt, nicht nöthig, dass der beschattende Körper dicht anliege; vielmehr beobachtete ich die Erscheinung zuerst, als ein Thermometer vor einem von der Sonne getroffenen Tabakblatte hing; der Schatten desselben lieferte ein dunkelgrünes Bild auf der erhellten Fläche. Wenn die Schattenbilder kräftig sind, d. h. der umgebende Theil stark und lange besonnt wurde, so erscheinen sie sowohl im auffallenden, wie durchfallenden Lichte; nach einer bestimmten Zeit erreicht dies Hellerwerden des beleuchteten Theils sein Maximum. War das Blatt auf der Oberseite beleuchtet, so erscheint das Schattenbild nur auf dieser Seite im reflectirten Lichte, war es auf der Unterseite beleuchtet, so ist das Schattenbild im reflectirten Lichte nur auf dieser zu sehen, in beiden Fällen erscheint es aber im durchfallenden Licht. Die Schattenfigur tritt an Blättern, welche unter Wasser besonnt werden, ebenfalls auf, selbst dann, wenn die Intercellularräume mit Wasser infiltrirt sind (Sambucus nigra). Ebenso kann die Erzeugung des Bildes während des Welkens eintreten. Bei sehr empfindlichen Blättern von Tabak und Mais erhielt ich auch dann Schattenbilder, wenn das Sonnenlicht durch eine dicke Wolkendecke fiel. Blätter verschiedener Pflanzen zeigen für diese Wirkungen des Lichts sehr verschiedene Empfindlichkeit; die im Zimmer am Fenster oder an schattigen Orten im Freien erwachsenen Blätter sind empfindlicher, als die im vollen Tageslicht ausgebildeten; letztere können oft dadurch empfindlich gemacht werden, dass man die Pflanze einige Tage lang im Zimmer bei schwacher Beleuchtung stehen lässt. Alte, sehr dunkelgrüne Blätter von Aesculus Hippocastanum, Brassica oleracea und Rubus zeigten keine Aufhellung durch Insolation. Dagegen fand ich die hier beschriebene Erscheinung auch an den Blättern von Lamium purpureum, Urtica dioica, Orobus vernus, Oxalis acetosella, Hieracium sylvaticum, Bunias orientalis, Vicia Faba, Armoracia officinalis; Ipomaea purpurea, Galeobdolon luteum, Fuchsia, Phaseolus, Brassica (jüngere Blätter), Pelargonium, Lophospermum scandens u. a. Betreffs der hier wirksamen Lichtfarben habe ich mit Gläsern Versuche gemacht; dunkelrothes Rubinglas, durch welches Sonnenlicht fällt, erzeugt ein Schattenbild, wirkt also wie ein undurchsichtiger Körper, es hält die wirksamen Strahlen ab, dagegen ist das durch blaue Kobaltgläser gegangene Licht noch im Stande, das Hellerwerden der grünen Färbung zu bewirken. Das durch eine Chromsäurelösung gefallene Licht bewirkte kein Hellerwerden und erzeugte also unter dem Bleiband kein Schattenbild. Diese noch zu vervollständigenden Beobachtungen weisen darauf hin, dass die hier betrachtete Erscheinung mit der Entfärbung der Chlorophylllösung durch Licht nichts gemein hat. J. Böhm[2]), der das Erbleichen der Crassulaceenblätter im Sonnenlichte beobachtete, giebt an, dass hier die beleuchteten Chlorophyllkörner sich in Gruppen zusammenziehen und diese Lagenveränderung, die auch im blauen Lichte geschieht, bedinge das hellere Aussehen der Blätter. Wenn die Beobachtung richtig ist, so kann die Folgerung einstweilen gelten; sie auf die von mir genannten Fälle zu übertragen, scheint mir aber ungerechtfertigt, da die wandständigen Chlorophyllkörner dieser Pflanzen wohl keine derartigen Lagenänderungen eingehen können, wenigstens spricht keine Beobachtung dafür; eher wäre hypothetisch anzunehmen, dass die wandständigen Chlorophyllkörner sich zusammen-

1) Berichte der mathem. phys. Kl. der königl. Sächs. Gesellsch. der Wiss. 1859.
2) Sitzungsber. der k. k. Akad. d. Wiss. Wien, XLVII. p. 353.



zögen oder auch radial gegen das Zellenlumen sich ausdehnten und in den tangentialen Richtungen kleiner würden, sich somit von einander entfernten, ohne ihren Platz an der Zellenwand zu verlassen; auch so könnte der Farbenton des ganzen Gewebes für das Auge sich ändern. Doch sind das Vermuthungen, die zunächst jedes Beweises entbehren.

§ 7. **Die Beziehung der Blüthenfarbstoffe zum Licht** ist in mehrfacher Hinsicht eine andere und verwickeltere, als die des Chlorophylls. Meine Untersuchungen führen zu dem Ergebniss, dass in allen beobachteten Fällen das Auftreten der bunten (nicht grünen) Blüthenfarbstoffe von der localen Einwirkung des Lichts ganz unabhängig ist, d. h. es ist für die Entstehung der rothen, gelben, blauen, violetten u. s. w. Farbstoffe der Blumenblätter und Staubfäden ganz gleichgültig, ob diese Organe vom Lichte getroffen werden oder nicht, die Färbung derselben erfolgt in tiefer Finsterniss mit derselben Pracht wie am vollen Tageslicht, sobald nur die Formbildung der Blüthentheile im Finstern stattfindet. Die Blüthentheile aber bilden sich gleich den in ihnen enthaltenen Farbstoffen, aus den assimilirten Stoffen, welche die grünen Blätter am Licht erzeugt haben; sind diese Stoffe in der Pflanze bereits angesammelt, so erfolgt die Bildung und Färbung der Blüthen im Finstern ebenso gut wie am Licht; enthält die Pflanze keine solche Stoffe in sich, so kann die Blüthenbildung dennoch in tiefer Finsterniss fortschreiten, wenn nur gleichzeitig die grünen Blätter derselben Pflanze vom Lichte getroffen werden. Man darf daher annehmen, dass in den Laubblättern unter dem Einflusse des Lichts organische Verbindungen erzeugt werden, welche, in die Blüthenknospen übergehend, deren Ausbildung und Färbung bewirken, ganz ohne Rücksicht darauf, ob die Blüthenknospen selbst vom Lichte getroffen werden oder nicht; nur die grünen Kelchtheile verhalten sich den Laubblättern ähnlich und bleiben im Finstern gelb, wenn auch die Krone sich prächtig in bunte Farben kleidet. Die Abhängigkeit der Entstehung der Blüthenfarben vom Licht ist also durch die Laubblätter vermittelt. Die unmittelbare Wirkung des Lichts auf Blüthenknospen ohne Mithilfe der Blätter wirkt nicht fördernd auf jene, oder ist wenigstens keine unentbehrliche Bedingung.

Dagegen werden die (im Finstern oder im Lichte) bereits gebildeten Blüthenfarben durch das Licht mehr oder minder eingreifend zerstört, wenn dieses unmittelbar auf die Farbstoffe trifft, und zwar sind es nach John F. W. Herschel die sichtbaren, leuchtenden Strahlen, welche diese Zerstörung veranlassen, während die ultravioletten, sogenannten chemischen Strahlen unwirksam sein sollen. Die Veränderung durch das Licht tritt sowohl innerhalb der lebenden Zellen, als in den gefärbten Extracten der Blüthenblätter ein. Zuweilen erfolgt aber die Entfärbung auch in tiefer Finsterniss, so bei den violetten Corollen und Filamenten der Veronica speciosa.

Ueber Entstehung der Blüthenfarben im Finstern und deren Beziehung zur Beleuchtung der Laubblätter sind mir andere Arbeiten als die meinigen nicht bekannt; wegen der hier zu berücksichenden Umstände verweise ich daher auf meine Abhandlungen »Ueber den Einfluss des Tageslichts auf Neubildung und Entfaltung verschiedener Pflanzentheile« in Bot. Zeitg. 1863 Beilage, und »Wirkung des Lichts auf Blüthenbildung unter Vermittelung der Laubblätter« in Bot. Zeitg. 1865; die zur Begründung des oben Gesagten nöthigen Angaben sind in unserem § 15 nachzusehen, da sie sich von den dort behandelten Erscheinungen nicht wohl trennen lassen. — Die Zerstörung der Blüthenfarben durch das Licht macht sich leicht kenntlich, wenn man rothe und gelbe Tulpen, blaue Gloxinien, violette Petunien gleichzeitig im Finstern und im Licht aufblühen lässt; im Lichte werden dann die Farben eher und ent-

schiedener matt als im Finstern. — John F. W. Herschel bereitete wässerige, alkoholische, alkalische Extracte der Blumenblätter und färbte Papiere damit oder er zerrieb sie sogleich auf diesen[1]); in manchen Fällen haben die so erhaltenen Färbungen aber keine Aehnlichkeit mit den natürlichen der Blumen selbst. Neben einer grossen Mannichfaltigkeit der Lichtwirkungen auf diese Präparate zeigt sich folgendes Allgemeine: das Licht zerstört eine Farbe gänzlich oder es bleibt ein Ton übrig, der ihm ferner widersteht; die Wirkung des Spectrums beschränkt sich durchaus oder doch beinahe auf die Stellen desselben, welche von den leuchtenden Strahlen eingenommen werden, im Gegensatz zu den sogen. chemischen Strahlen jenseits des Violetts, welche mit besonderer Energie auf Silbersalze wirken, hier jedoch meist unwirksam sind; die wärmenden Strahlen jenseits des Roths scheinen durchaus unwirksam; um eine gegebene Farbe zu zerstören, sind nach Herschel besonders die complementären Farben des Spectrums oder benachbarte wirksam; so wird z. B. Gelb mit einem Stich in's Orange energisch von blauen Strahlen zerstört, Blau von rothen, orangen gelben Strahlen, Purpur und Fleischfarbe von gelben und grünen Strahlen. Man kann, wie ich schon Bot. Zeitg. 1864, p. 363 hervorhob, diese Regel auch auf das Chlorophyllextract anwenden, insofern hier wahrscheinlich ein blauer Bestandtheil zerstört wird und zwar besonders energisch durch gemischt oranges Licht.

c. Wirkung des Lichts auf die Assimilation in den chlorophyllhaltigen Zellen.

§ 8. Die chlorophyllhaltigen, nicht schmarotzenden Pflanzen beziehen den ganzen Kohlenstoff und Wasserstoff ihrer organischen verbrennlichen Substanz aus Kohlensäure und Wasser oder sie können diess wenigstens thun, wie aufs Bestimmteste die Vegetation derartiger Pflanzen in geglühtem Sande oder in Wasser mit den nöthigen Aschenbestandtheilen und Stickstoffverbindungen darthut. Die in der Pflanze durch Assimilation[2]) erzeugten verbrennlichen Verbindungen enthalten aber für ein gegebenes Quantum Kohlenstoff und Wasserstoff weit weniger Sauerstoff als in derjenigen Menge von Kohlensäure und Wasser enthalten war, aus welcher jene stammen. Dieses in der Pflanzensubstanz fehlende Quantum Sauerstoff muss bei der Assimilation abgeschieden worden sein. Da das genannte Verhalten alle in der Pflanze erzeugten kohlenstoffhaltigen Verbindungen trifft, so kann keine derselben erzeugt werden, ohne dass eine entsprechende Quantität Sauerstoff abgeschieden wird. Demnach ist die Sauerstoffabscheidung das äusserlich wahrnehmbare Zeichen, dass im Innern der Zellen verbrennliche Substanz erzeugt wird auf Kosten von Kohlensäure, Wasser und anderer hochoxydirter Verbindungen. — Diese Abscheidung des Sauerstoffs findet aber ausschliesslich in den chlorophyllhaltigen Zellen statt, gleichgiltig, ob diese vereinzelt leben oder in Geweben vereinigt sind, sie findet nicht statt in allen Zellen, Geweben und Organen, welche des Chlorophylls entbehren. Das durch Chlorophyllfarbstoff grün

1) Bot. Zeitg. 1843, p. 170.

2) Mit dem Worte Assimilation bezeichne ich ausschliesslich diejenige Thätigkeit der Pflanze, die sich durch Sauerstoffabscheidung kennzeichnet, vermöge deren also aus sauerstoffreichen unorganischen Nährstoffen sauerstoffarme, verbrennliche Substanz erzeugt wird. Welcher Art die zuerst auf diese Weise erzeugten Pflanzenstoffe sind, bleibt dahingestellt; die unzähligen anderen chemischen Vorgänge in der Pflanze beruhen sämmtlich mehr oder minder auf jenem und sollten damit nicht in eine Kategorie gestellt werden, man könnte sie vielleicht unter den Ausdruck Stoffwechsel zusammenfassen und der Assimilation im obigen Sinne gegenüberstellen.

gefärbte Protoplasma ist demnach als das Organ der Sauerstoffabscheidung zu betrachten. Dieses Organ vollbringt seine Function aber nur dann, wenn es von hinreichend intensivem Lichte (zunächst Sonnenlicht) getroffen wird; sinkt die Lichtintensität unter ein, wie es scheint, für jede Pflanze bestimmtes Minimum, so hört die Sauerstoffausscheidung auf. Aus dem Gesagten folgt nun sogleich, dass das Licht für die Assimilation wirkungslos wird, wenn es nicht auf chlorophyllhaltige Zellen trifft, und ferner, dass das Chlorophyll ohne Wirkung auf die Assimilation bleibt, wenn es nicht vom Lichte dazu angeregt wird; daher können Chlorophyllpflanzen im Finstern ihre verbrennliche Substanz nicht vermehren, sie vermindert sich vielmehr durch Athmung. Wenn endlich eine Pflanze die ganze Masse ihrer verbrennlichen Substanz in Form von solchen Verbindungen aufnimmt, aus denen kein Sauerstoff abgeschieden zu werden braucht, so bedarf eine derartige Pflanze für ihre Ernährung kein Licht und kein Chlorophyll.

Für die chlorophyllhaltigen und lichtbedürftigen Pflanzen folgt aus dem Obigen ferner, dass alle nicht grünen Theile derselben, Wurzeln, Holzkörper, Rhizome, Knollen, Blüthen, manche Früchte und Samen durch die grünen Blätter (oder ihnen physiologisch gleichwerthige Organe) vom Licht abhängig sind, insofern diese nur bei hinreichender Beleuchtung im Stande sind, aus hochoxydirten Nährstoffen verbrennliche, organische Substanz zu erzeugen, welche in den übrigen Organen dann die weiteren Veränderungen erfährt, und zu deren Wachsthum verwendet wird.

Dass chlorophyllhaltige Pflanzen in Wasser liegend und vom Sonnenlichte getroffen Gasblasen abscheiden, wurde von Bonnet zuerst beschrieben, dass dieses Gas reich an Sauerstoff sei, wurde von Priestley entdeckt; Senebier zeigte zuerst, dass diese Sauerstoffabscheidung in Beziehung zu der aufgenommenen Kohlensäure steht, und Theodor de Saussure schloss die Untersuchung dadurch ab, dass er zeigte, wie bei der Aufnahme von Kohlensäure in chlorophyllhaltige Pflanzen am Lichte nicht nur Sauerstoff abgeschieden wird, sondern dass dabei eine Gewichtszunahme an organischer Substanz eintritt, welche mehr beträgt, als das Gewicht des zurückbehaltenen Kohlenstoffs, weil mit diesem zugleich Wasserstoff und Sauerstoff gebunden wird. Saussure war es auch, der mit Bestimmtheit durch zahlreiche Experimente den Satz bewies, dass alle nicht grünen Pflanzentheile der Fähigkeit, Sauerstoff zu entbinden, entbehren, dass sie vielmehr beständig Sauerstoff consumiren und dafür Kohlensäure abgeben (Weiteres hierüber in den Abhandlungen »Nährstoffe« und »Athmung«). Es ist eine so leicht zu beobachtende und bereits so oft beobachtete Thatsache, dass nur grüne Pflanzentheile und nur unter dem Einfluss hinreichend intensiven Lichts Sauerstoff aushauchen, während sie Kohlensäure aufnehmen, dass einzelne Beispiele hier unnöthig erscheinen; hervorzuheben ist aber, dass Marcet, Grischow, Faber u. a. (s. Athmung) dargethan haben, dass Pilze und chlorophyllfreie Schmarotzer auch im directen Sonnenlichte kein Sauerstoffgas abscheiden, sondern solches bei der dadurch erhöhten Temperatur nur desto energischer zur Kohlensäurebildung benutzen. Dass das Chlorophyll maassgebend für diese Vorgänge ist, zeigt auch der Umstand, dass das schmarotzende Viscum album wie andere chlorophyllhaltige Pflanzen Sauerstoff abscheidet (Rochleder: Chemie und Physiol. der Pfl. 1858, p. 106). Aus dem Umstande, dass bunte (rothe, gelbe, gescheckte) Blätter am Licht ebenfalls Sauerstoff abscheiden, schloss Saussure und später Corenwinder (Comptes rendus 1863, p. 268) irrigerweise, dass das Chlorophyll für diese Wirkung des Lichts nicht überall maassgebend sei, man übersah, dass diese mit bunten Säften erfüllten Zellen ausserdem gewöhnliche Chlorophyllkörner enthalten; Cloëz widerlegte diesen Irrthum (Comptes rendus 1863, p. 834), der eine der wichtigsten physiologischen Thatsachen in Frage stellte, indem er zeigte, dass auch die bunten Blätter nur nach Maassgabe ihres Chlorophyll-

gehaltes Sauerstoff am Licht abscheiden. Viel wichtiger wäre es, die gefärbten Protoplasmagebilde der Meeresalgen und Flechten genauer zu untersuchen; es ist nicht unmöglich, dass hier zuweilen verkapptes Chlorophyll vorkommt; der in den Zellen von Laminaria saccharina enthaltene braune Farbstoff eines Stammstückes, welches ich zu untersuchen Gelegenheit hatte, nahm, mit Kali behandelt, eine lebhaft chlorophyllgrüne Färbung an. — Dass es bei der Sauerstoffabscheidung nicht auf die Gewebeform ankommt, sondern nur darauf, ob die Zelle Chlorophyll enthält oder nicht, zeigen die einzelligen grünen Algen (Palmellaceen, Protococcaceen u. s. w.), welche lebhaft Sauerstoff abscheiden, was manche an Gestalt so ähnliche Pilze nicht thun.

Am unmittelbarsten wird die Unentbehrlichkeit des Lichts für die Assimilation der Chlorophyllpflanzen durch das Wachsthum derselben in finsteren Räumen dargethan. Lässt man die Samen derselben im Finstern keimen, so entwickelt sich ein Quantum von Wurzeln, Internodien und Blättern, welches im Allgemeinen der Masse des Samens ungefähr proportional ist, dann hört die weitere Organbildung auf, sobald das disponible Quantum der assimilirten Reservestoffe erschöpft ist[1]. Lässt man derartige Pflanzen am Lichte keimen so lange, bis das Ende der Keimung eingetreten, die Bildungssubstanz verbraucht ist, und stellt sie dann erst ins Finstere, so findet keine weitere Neubildung von Organen statt, weil die Reservestoffe erschöpft sind und neue im Finstern nicht gebildet werden. Haben die Pflanzen am Licht eine Zeit lang vegetirt, und assimilirte Reservestoffe in ihrem Gewebe abgelagert, und stellt man sie dann in's Finstere, so bilden sich neue etiolirte Blätter und Internodien, so lange bis die vorhandenen Reservestoffe erschöpft sind, dann hört jedes weitere Wachsthum auf, weil Neubildung organischer Substanz nicht stattfindet. Auch die im Finstern Chlorophyll bildenden Pflanzen (Gymnospermen und Farnen) verhalten sich so. Dagegen können die im Finstern gekeimten etiolirten Pflanzen, nachdem sie ihre Reservestoffe erschöpft haben, später am Lichte weiter wachsen, indem sie hier ergrünen und von Neuem organische plastische Substanz erzeugen.

Aber die im Finstern vegetirenden Chlorophyllpflanzen bilden nicht nur keine neue verbrennliche Substanz, sondern sie verlieren während des Wachsthums ein beträchtliches Quantum derselben durch langsame Verbrennung (Athmung), indem sie mit dem aufgenommenen Sauerstoff auf Kosten ihrer eigenen Substanz Kohlensäure und Wasser bilden. Diese wichtige Thatsache hat Boussingault schon längst festgestellt und neuerlich durch ausgezeichnete Versuche bestätigt (Comptes rendus 1864, T. 58, p. 883). Zehn Erbsen in einer finsteren Kammer vom 5. Mai bis 1. Juli gekeimt, völlig vergeilt, 1 Meter lang, 56 Tage alt, ergaben einen Gesammtverlust an organischer Substanz von 52,9 pro Cent.

I.	Trockengewicht bei 110° C. in Grammen.	Darin sind enthalten: in Grammen:				
		Kohlenstoff.	Wasserstoff.	Sauerstoff.	Stickstoff.	Asche.
Erbsen vor der Saat	2,237	1,040	0,137	0,897	0,094	0,069
Die daraus entwickelten etiolirten Pflanzen	1,076	0,473	0,065	0,397	0,072	0,069
Verlust	1,161	0,567	0,072	0,500	0,022	0,000

II. 46 Weizenkörner in einer finsteren Kammer vom 5. Mai bis 25. Juni gekeimt, völlig etiolirt, 2—3 Decimeter hoch, ergaben in Grammen:

1) Sachs: Bot. Zeitg. 1860. p. 114 bis 116; 1862. p. 373; und 1863. Beilage, p. 25.

	Trocken-gewicht bei 110°.	Kohle.	Wasser-stoff.	Sauerstoff.	Stickstoff.	Asche.
Körner vor der Keimung	1,665	0,758	0,095	0,718	0,057	0,038
Daraus entwikkelte Pflanzen	0,713	0,293	0,043	0,282	0,057	0,038
Verlust	0,952	0,465	0,052	0,436	0,000	0,000

III. Ein Maiskorn vom 2. bis 22. Juni im Finstern gekeimt, 20 Cm. hohe Pflanze:

in Grammen:

	Trocken-gewicht bei 110° C.	Kohlen-stoff.	Wasser-stoff.	Sauerstoff.	Stickstoff.	Asche.
Korn	0,5292	0,2354	0,0336	0,2420	0,0086	0,0096
Pflanze	0,2900	0,1448	0,0195	0,1160	0,0087	0,0100
Verlust	0,2392	0,0906	0,0141	0,1260	+0,0001	+0,0004

IV. Besonders werthvoll ist folgender Versuch Boussingault's: Am 26. Juni wurde je eine Bohne in einen Topf mit geglühtem Bimstein, der mit reinem Wasser befeuchtet wurde, gesteckt; dieeine entwickelte sich am Lichte, die andere im Finstern bis zum 22. Juli.

	im Licht.	im Finstern.
Gewicht des Samens . .	0,922 Grmm.	. . . . . . 0,926 Grmm.
Gewicht der Pflanze . .	1,293 ,,	. . . . . . 0,566 ,,
Gewinn =	0,371 Grmm.	Verlust = 0,360 Grmm.
Kohlenstoff: Gewinn =	0,1926 ,,	Verlust = 0,1598 ,,
Wasserstoff . . . . . . =	0,0200 ,,	. . . . . = 0,0232 ,,
Sauerstoff . . . . =	0,1591 ,,	. . . . . = 0,1766 ,,

Die Pflanze im Lichte hatte also ohne Düngung sowohl Kohlenstoff als die Elemente des Wassers aufgenommen, die im Finstern beides verloren. Angaben über die procentische Zusammensetzung von im Finstern gekeimtem Pisum sativum, Hordeum vulgare und Avena sativa verglichen mit denen im Lichte, hat A. Vogel in Flora, 1856, No. 25 mitgetheilt; der Procentgehalt an Wasser zeigt sich bei den Ersteren vermehrt, ebenso der Aschengehalt, was sich, entgegen der Annahme Vogel's, aus der Zerstörung eines Theiles der verbrennlichen Substanz leicht erklärt.

Die Art und Weise, wie sich die verschiedene Dauer der Lichtwirkung auf die Massenzunahme und Formbildung gleichartiger Pflanzen geltend macht, habe ich durch folgenden, 1864 ausgeführten Versuch kennen zu lernen gesucht. Am 19. April wurden 10 Töpfe von je 13 Cm. Höhe und Breite mit derselben Gartenerde gefüllt und in jeden vier Samen von Tropaeolum majus gesteckt; am 28. April begannen die Keimknospen so eben, die Erde zu durchbrechen und an diesem Tage begann der Versuch: die Töpfe wurden folgendermaassen vertheilt:

I. 2 Töpfe wurden in einen finsteren Raum (Wandschrank) gestellt, wo sie beständig blieben.

II. 2 Töpfe wurden im Zimmer hinter das die beiden Westfenster trennende Mauerstück gestellt, wo sie nur reflectirtes diffuses Zimmerlicht erhielten.

III. 2 Töpfe wurden täglich Morgens 6 Uhr an ein Westfenster gestellt, um 1 Uhr Mittag zurück in den finsteren Wandschrank, und an jedem nächsten Morgen 6 Uhr wieder an das Fenster u. s. f. Diese Pflanzen erhielten also täglich nur 7 Stunden lang das Licht des westlichen Himmels (niemals directe Sonne).

IV. 2 Töpfe wurden täglich um 1 Uhr Mittag aus dem Finstern an dasselbe Westfenster gestellt, wo sie bis Sonnenuntergang das Licht des westlichen Himmels, häufig auch directes Sonnenlicht erhielten; sie übernachteten an diesem Ort und wurden täglich um 6 Uhr Morgens wieder zurück in den finsteren Wandschrank gestellt.

V. 2 Töpfe blieben beständig am Westfenster stehen, die Pflanzen derselben erhielten also soviel Licht, wie die von III und IV zusammen genommen.

Am 22. Mai begannen die Pflanzen in I und II zu verderben, die Blattstiele erweichten: bei I waren die Laminä natürlich gelb und sehr klein, bei II grösser und grün, aber sie wurden später durch Zerstörung des Chlorophylls (s. § 5.) gelbfleckig; bei den Pflanzen III, IV, V waren alle Blätter gesund. Die Pflanzen I und II fielen nun für den weiteren Versuch weg, sie wurden sorgfältig von der Erde befreit und so getrocknet; zur Vergleichung wurden auch die Pflanzen von je einem Topf III, IV, V ausgewaschen und gewogen: die entleerten Cotyledonen wurden mitgesammelt, dagegen die Samenhüllen entfernt. Aus 10 Samen derselben Ernte wurde das Trockengewicht der von den Hüllen befreiten Embryonen bestimmt. In der folgenden Tabelle sind die Gewichte auf je 4 Exemplare berechnet.

4 Samen bei 110° getrocknet, ohne Hüllen = 0,394 Grammen.

No.	4 Pflanzen bei 110° C. in Grammen.	Länge des Stammes einer Pflanze.	Länge der 2 ersten Blattstiele.	Fläche der 2 ersten Blätter.	Färbung der älteren Blätter.	Zahl der sichtbaren Blätter einer Pflanze.
I.	0,238	48 Cm.	9 Cm.	0,5 □ Cm.	gelb, etiolirt	4
II.	0,264	38 Cm.	10,5 Cm.	2 □ Cm.	anfangs grün, dann gelb	6
III.	0,3012	9 Cm.	14 Cm.	10 □ Cm.	grün	6
IV.	0,480	10,5 Cm.	15 Cm.	7,5 □ Cm.	grün	7
V.	1,292	7,6 Cm.	16,5 Cm.	9,5 □ Cm.	grün	8

Von den Nummern III, IV, V war nun noch je ein Topf mit 4 Pflanzen übrig, mit denen der Versuch in angegebener Art bis zum 29. Juli fortgesetzt wurde. Am 22. Juni zeigte III und IV noch keine Blüthenknospe, bei V hatten 2 Pflanzen ihre ersten Blüthen entfaltet. Bis zum 29. Juli haben die 4 Pflanzen V dann beständig neue Blüthen entfaltet und selbst einige reife Früchte gebracht; bei IV (Nachmittags am Licht) bildeten sich in den letzten 2 bis 3 Wochen Blüthenknospen, die aber nur 3—6 Millim. lang wurden, dann vergilbten und verdarben; bei III (Vormittag am Licht) erreichten die Blüthenknospen kaum 0,6 Millim. Länge, blieben weisslich und verdarben. Eine 7—8stündige Beleuchtung täglich bei III und IV genügte also nicht, um die zur Blüthenbildung nöthigen Stoffe zu assimiliren.

Die 4 Pflanzen jedes Topfes wurden sorgfältig von der Erde befreit, zerkleinert und bei 110—120° C. bis zum Aufhören des Gewichtsverlustes getrocknet.

4 Pflanzen bei 110—120° C.	III. Vormittag am Licht.	IV. Nachmittag am Licht.	V. Den ganzen Tag am Licht.
Wurzeln	0,113 Grmm.	0,264 Grmm.	1,006 Grmm.
Laminae der Blätter	1,907 „	1,714 „	3,592 „
Stämme und Blattstiele	2,900 „	3,231 „	12,098 „
Blüthen und Früchte	0.	0.	3,603 „
Totalgewicht[1])	5,220 „	5,209 „	20,299 „

1) Die Cotyledonen sind verwest und nicht mitgerechnet.



Die Verhältnisse der Organbildung lassen sich in folgender Art zusammenfassen:

4 Pflanzen ergaben:	III. vor Mittag am Licht.	IV. nach Mittag am Licht.	V. den gangen Tag am Licht.
Zahl der Blätter	130	107	217
Zahl der trockenen Blätter	46	40	48
Mittlere Länge der 10 längsten Blattstiele	23 Cm.	27 Cm.	24 Cm.
Mittlere Fläche der 10 grössten Laubblätter	27,3 □Cm.	23 □ Cm.	29,7 □Cm.
Mittlere Stammlänge	58 Cm.	65 Cm.	173,8 Cm.
Zahl der Blüthenknospen	gering	gering	46
Zahl der offenen Blüthen	0	0	18
Zahl der verwelkten Blüthen	0	0	71
Zahl der Früchte { unreife	0	0	3
Zahl der Früchte { reife	0	0	10

Die Pflanzen III, welche täglich nur 7 Stunden lang das von dem westlichen Himmel reflectirte Licht, aber niemals directes Sonnenlicht erhielten, haben dennoch beinahe 5 Gramm Trockensubstanz gebildet, sie müssen also auch Kohlensäure zersetzt und Sauerstoff abgeschieden haben[1]; die Pflanzen dagegen, welche nur das diffuse Licht des Zimmers durch Reflexion der Wände erhielten (II), erlitten während der Keimung einen fast ebenso starken Gewichtsverlust, wie die im Finstern und bei ihnen fand keine weitere Assimilation statt, da sie nach beendigter Keimung gleich denen im Finstern zu wachsen aufhörten und zu Grunde gingen, ein bei solcher Beleuchtung allgemein wiederkehrendes Resultat, welches ich bei Tropaeolum, Phaseolus und Vicia Faba oft beobachtet habe. — Es fällt auf, dass die 8 Pflanzen von III und IV zusammen nur halb so viel Trockengewicht erzeugt haben, als die 4 Pflanzen in V, obgleich jene zusammen ebensoviel Licht empfingen, wie diese für sich. Dabei ist aber in Betracht zu ziehen, dass jede Pflanze in III und IV täglich 16—17 Stunden lang Nacht hatte und in dieser langen Zeit durch Athmung ein beträchtlicher Theil der assimilirten Substanz verbraucht werden musste. Ob dies aber genügt, jenen Ausfall zu erklären, muss einstweilen dahingestellt bleiben.

§ 9. **Einfluss irdischer Lichtquellen.** Nach einigen zerstreuten Angaben der Schriftsteller könnte es fast scheinen, als ob das Licht irdischer Lichtquellen unfähig wäre, chlorophyllhaltige Organe zur Sauerstoffabscheidung anzuregen und somit die Assimilation einzuleiten. Biot[2]) machte die gelegentliche Mittheilung, dass die Blätter der Agave americana unter Wasser von den Reverbèren seines geodätischen Signalapparats (der bei der Gradmessung in Spanien gebraucht wurde) beleuchtet, kein Gas abgeschieden haben, sobald er aber die Blätter dem Tageslicht aussetzte, habe die Abscheidung begonnen; das durch die Hohlspiegel reflectirte Licht der 2 Argandischen Lampen sei so stark gewesen, dass es die Augen blendete. P. De Candolle[3]) brachte die Blätter von Eucomis punctata und Lycium barbarum unter Wasser und setzte sie dem Lichte von 6 Argandischen Lampen aus, dessen Intensität er als $\frac{5}{6}$ des Sonnenlichts (?)

1) Bei Vallisneria habe ich oft beobachtet, dass sie von einem kleinen Theile des nördlichen Himmels (ohne directes Sonnenlicht) beleuchtet, lebhaft Gasblasen abschied.

2) Froriep's Notizen. 1840. XIII. No. 10.

3) Mém. présentés à l'Acad. des sc. par divers savans. 1806. T. I. p. 333.

annahm; es wurde aber kein Gas abgeschieden, ebenso bei Phillyrea media, Sempervivum arboreum, Aristolochia Sipho. Dasselbe Licht reichte indessen hin, etiolirte Pflanzen ergrünen zu lassen. Der etwaige Einwurf, dass diese Lichtquellen zu wenig sogenannte chemische Strahlen entsenden, trifft nicht, da es, wie der folgende § zeigt, auf diese gar nicht ankommt. Diese Angaben können selbstredend die Frage nicht zum Abschluss bringen; dies würde aber geschehen, wenn man an einem sehr finsteren Orte Pflanzen keimen liesse und sie dann möglichst lange Zeit dem Lichte kräftiger Leuchtapparate aussetzte; wenn sich zeigt, dass die Pflanzen ihr Samengewicht durch Neubildung verbrennlicher Substanz vervielfachen, so ist der Beweis für die vorliegende Frage bejahend geliefert; tritt dies nicht ein, auch wenn die Intensität des künstlichen Lichtes der des Sonnenlichtes vergleichbar wird, so dürfte erst dann an eine besondere Eigenheit des Sonnenlichts gedacht werden, die bei der Sauerstoffabscheidung chlorophyllhaltiger Pflanzen in Betracht zu ziehen wäre.

§ 10. Einfluss der Lichtfarbe auf Sauerstoffabscheidung. Die verschiedenen Regionen des Sonnenspectrums haben in sehr verschiedenem Grade die Fähigkeit, chlorophyllhaltige Pflanzentheile zur Sauerstoffabscheidung anzuregen; es lässt sich gegenwärtig noch nicht angeben, welche Strahlen hierbei die grösste Energie entwickeln und welche absolut wirkungslos sind. Gewiss ist aber, dass die gelben und benachbarten Strahlen (gemischt) eine beinahe ebenso grosse Wirkung üben, wie das weisse Sonnenlicht, während die stärker brechbare Hälfte des Sonnenlichts, die blauen, violetten und ultravioletten Strahlen umfassend, einen höchst unbedeutenden, vielleicht gar keinen Effect hervorbringt. Somit ergiebt sich, dass die sogen. chemischen Strahlen, welche Silbersalze sehr energisch zersetzen, für die Sauerstoffabscheidung der Pflanze wenig zu bedeuten haben, während die hellleuchtenden Strahlen hier eine enorme Thätigkeit entwickeln. Offenbar werden verschiedene chemische Processe auch von verschiedenen Strahlen eingeleitet und es ist daher nicht gerechtfertigt, von chemischen Strahlen schlechthin zu reden. Das Gesagte bezieht sich aber zunächst nur auf die Sauerstoffabscheidung selbst, nicht auf die gesammte Abhängigkeit der Assimilation vom Lichte; es wäre denkbar, dass die hochbrechbaren Strahlen (blaue, violette, ultraviolette), obgleich sie die Sauerstoffabscheidung selbst nicht bewirken, dennoch bei den chemischen Processen thätig sind, die durch jene in den chlorophyllhaltigen Zellen eingeleitet werden. Es liesse sich diese Vermuthung bestätigen oder widerlegen, wenn man zuerst feststellte, ob z. B. die violetten Strahlen absolut wirkungslos sind bei der Sauerstoffabscheidung; wäre dies nun der Fall, und würde es sich zeigen, dass die Bildung organischer Substanz in einem Lichte, welches jene Strahlen nicht enthält, ebenso stattfindet, wie wenn sie da wären, so hätte man den Beweis, dass sie auch für die Assimilation überhaupt entbehrlich sind; sollte sich aber herausstellen, dass die Neubildung organischer Substanz ohne sie nicht oder anders als sonst vor sich geht, so wäre den violetten Strahlen dennoch eine Rolle bei den chemischen Processen in den Chlorophyllzellen zuzuweisen. Aehnliche Versuche sind bis jetzt wohl unternommen, aber noch zu keinem bestimmten Resultate gediehen. Es ist noch ungewiss, ob die blauen, violetten und ultravioletten Strahlen des Sonnenlichts für den chemischen Process der Assimilation gleichgültig sind oder nicht.

Daubeny's[1]) umfangreiche Untersuchungen über die Wirkungen verschieden farbigen Lichts sind leider nach einer mangelhaften Methode angestellt, die es schwer macht, aus seinen Zahlen bestimmte Resultate zu gewinnen. Er brachte die grünen Blätter, meist von Landpflanzen, in irdene Gefässe, die mit kohlensaurem Wasser gefüllt waren, und liess das Licht durch farbige Gläser oder durch mit farbigen Flüssigkeiten gefüllte flache Flaschen fallen, deren Durchdringbarkeit für sichtbare erwärmende und auf salpetersaures Silber wirksame Strahlen geprüft war. Das von den Pflanzen abgeschiedene Gas wurde mit Phosphor eudiometrisch untersucht. Seine Tabellen zeigen, dass Letzteres niemals reiner Sauerstoff, sondern immer mit Stickgas gemengt war, dass das Gesammtvolumen des Gases im farbigen Lichte immer kleiner als im farblosen war; unter den farbigen Medien bewirkte das orange Licht am meisten, das rein rothe Licht, welches durch Portwein gegangen war[2]), gar keine Gasabscheidung, die durch blaue Kupferoxydammoniaklösunggegangenen Strahlen gaben immer ungünstigere Resultate, als die orangen. Der Procentgehalt des ausgeschiedenen Gases an Sauerstoff war im farbigen Lichte immer geringer, als im weissen; seine Tabellen geben keine sichere Auskunft über dieses Verhältniss in Bezug auf oranges, verglichen mit blauem Lichte. — Hunt's Angaben sind Bot. Zeitg. 1864. p. 355 nachzusehen. Nach Draper, welcher Blätter in kohlensaurem Wasser verschiedenen Stellen des Sonnenspectrums aussetzte, sollen die gelben Strahlen das Maximum der Gasabscheidung bewirken, gegen das Roth einer-, das Violett anderseits soll der Effect auf Null hinab sinken[3]). Cloëz und Gratiolet (Bot. Zeitg. 1851. p. 52) fanden bei verschiedenen Wasserpflanzen, dass unter farbigen Gläsern weniger Kohlensäure zersetzt wird, als unter weissen; diesem zunächst steht das gelbe, dann das rothe, grüne, am ungünstigsten wirkte das blaue.

Ich habe[4]) die Gasabscheidung unter gemischtem orangem und blauem Lichte mittels des Apparates Fig. 6 beobachtet. In dem Wasser des inneren Cylinders *Ci* (von farblosem Glase) liegt ein Zweig einer Wasserpflanze *P* in möglichst unveränderlicher Stellung. Durch den sehr genau schliessenden Kork *k* ist ein Thermometer *t* in das Wasser geführt, ausserdem gehen durch denselben zwei Glasröhren, die ausserhalb von den Kautschukschläuchen völlig bedeckt sind; die eine geht bis in's Wasser und dient zur Einleitung der aus Marmor mit reiner Schwefelsäure entwickelten Kohlensäure, die von der Gasentbindungsflasche *A* zunächst in die Waschflasche *B* tritt; das andere durch den Kork *k* gehende Rohr dient zur Ableitung der Gase. Um gleichzeitig die Wirkung des Lichts auf die Pflanze und auf photographisches Papier zu beobachten, setze ich den in Fig. 4 abgebildeten Kork mit dem Halter für das photographische Papier auf den Cylinder *Ci*. Dieser steht in dem farblosen Cylinder *Ca*, so dass ein Zwischenraum von 12—15 Millim. Breite übrig bleibt. Dieser wird entweder mit einer gesättigten Lösung von Kali bichromicum oder mit einer Lösung von schwefelsaurem Kupfer-

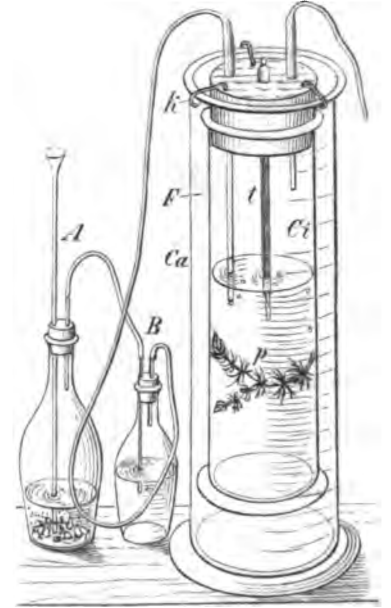


Fig. 6.

1) On the action of light etc. Philos. Transact. 1836. I. 149 ff.

2) Mit Ausnahme dieses sind alle hier angegebenen Farben aus sehr verschiedenen Spectraltheilen gemischt.

3) Bei Guillemain in Ann. des sc. nat. 1857. VII. p. 160.

4) Sachs, Wirkungen farbigen Lichts auf Pflanzen, in Bot. Zeitg. 1864.

oxydammoniak gefüllt; durch die im Korke *k* angebrachten Haken erhält der innere Cylinder eine festere Stellung; das Nivaeu der farbigen Flüssigkeit steht oberhalb des Randes von *Ci*. Der Apparat wird an das geöffnete Fenster so gestellt, dass directes Sonnenlicht durch die Flüssigkeit zur Pflanze dringt. Das von der orangen Lösung durchgelassene Licht enthält das Roth, Orange, Gelb und etwas Grün, seine Wirkung auf photographisches Papier ist ungemein schwach[1]; von der blauen Lösung wurden verschiedene Concentrationen angewendet, die hellere Lösung liess ausser Violett und Blau auch noch Grün, Gelb, Orange, Roth doch geschwächt hindurch, die dunklere dagegen gab in der angewandten Dicke ein Spectrum, das nur aus Violett, Blau und etwas Grün bestand; die photographische Wirkung dieses blauen Lichtes ist sehr stark. — Als Maass der Sauerstoffabscheidung wurde die Anzahl der in gleichen Zeiten aus der frischen Schnittfläche des Stammes getretenen Blasen genommen; über die Zulässigkeit dieser Beobachtungsweise siehe die gen. Arbeit p. 368. Die Zählung der Gasblasen wurde folgendermaassen angestellt: bei klarem Himmel und Sonnenschein wurde z. B. die Zahl der Blasen für gegebene Zeit bestimmt, wenn der Cylinder *Ci* frei oder im Wasser stand; darauf wurde dieser in die Flüssigkeit des Cylinders *Ca* gesetzt, hier eine ebensolche Zählung vorgenommen; dann der innere Cylinder herausgestellt, abgewischt, eine neue Zählung gemacht, worauf er wieder in die Flüssigkeit gestellt wurde, um eine weitere Zählung vorzunehmen u. s. f.

Als Beispiele derartiger Beobachtungsreihen mögen folgende gelten:

Ceratophyllum demersum.

Am 26. Septbr. 1864 zwischen 10½—11 Uhr vor Mittag. Es wurden immer zweimal bei jeder Beleuchtung die in einer Minute austretenden Blasen gezählt, dann die Beleuchtung gewechselt:

Beleuchtung der Pflanze.	Zahl der Blasen pro Minute.	Temperatur des Wassers.
Orange	23	
	23	27,2°.
weiss	23	
	24	27,4°.
Orange	20	
	20	27°.
weiss	22	
	23	27,4°.
Orange	21	
	20	27,6°.
weiss	23	
	22	27,8°.
Orange	20	
	21	27,6°.

Mittel der Blasenzahl pro Minute im weissen Lichte = 23.
im orangen ,, = 21.

Bei der folgenden Reihe wurde abwechselnd im weissen Lichte und hinter der dunkelblauen Lösung, welche Violett, Blau und Grün durchliess, beobachtet, und die Zeit bestimmt, welche zur Bildung der Gasblasen nöthig war.

Ceratophyllum demersum.

Am 26. Septbr. 1864 von 11—12 Uhr vor Mittag.

Im weissen Lichte 19 Blasen in 1 Minute . . . . 28° C.

Im blauen Lichte keine Blase in 5 Minuten.

Im weissen ,, 17 Blasen in einer Minute . . . . 30,8° C.

Nach dem Herausstellen des inneren Cylinders aus der blauen Lösung an das Sonnenlicht dauerte es länger als 1 Minute, bevor die erste Blase zum Vorschein kam.

1) a. a. O. p. 357.

Am 27. Septbr. nach 11 Uhr vor Mittag.
Im blauen Lichte keine Blase in den ersten 5 Minuten.
10 Minuten später 1 Blase in 34 Secunden.
11 ,, ,, 1 ,, ,, 36 ,,
12 ,, ,, 1 ,, ,, 34 ,, . . 23,6° C.
Im weissen Lichte nach 1 Minute die erste Blase.
2 Minuten später 10 Blasen in 45 Secunden.
3 ,, ,, 10 ,, ,, 35 ,,
3 ,, ,, 10 ,, ,, 33 ,, . 24° C.
Im blauen Lichte 1 Blase in 32 Secunden.
1 Minute später 1 Blase in 34 Secunden.

Hier war also die Blasenbildung im blauen Lichte ungefähr 10mal langsamer, als im weissen; indess wechselt dieses Verhältniss bei jeder Beobachtungsreihe. Meine im Frühjahre, Sommer und Herbste gemachten Beobachtungen ergaben aber, dass die Verzögerung der Blasenbildung in dem durch Kupferoxydammoniaklösung gegangenen Lichte um so grösser wird, je dunkler die Lösung ist, d. h. je mehr das durchgehende Licht von rothen, orangen, gelben Strahlen befreit ist, während dagegen alle Beobachtungen übereinstimmend ergaben, dass das durch die gesättigte Auflösung von Kali bichromicum fallende, von blauen und violetten Strahlen befreite Licht auf die Gasabscheidung beinahe ebenso energisch einwirkt, wie das vollständige Sonnenlicht. Wahrscheinlich sind auch die eudiometrischen Eigenschaften des im blauen und orangen Lichte ausgeschiedenen Gases verschieden, wie nach Daubeny's Angaben zu vermuthen ist. — Schon aus derartigen Beobachtungen, wie den hier beispielsweise mitgetheilten, folgt, mit Rücksicht auf die photographische Wirkung des durch die Flüssigkeiten gegangenen Lichts, dass die Wirkung auf die Pflanze derjenigen auf Chlorsilber nicht proportional ist. Den unmittelbaren, experimentellen Beweis für diese Behauptung lieferte ich dadurch, dass ich den mit dem photographischen Papier versehenen Kork auf den Cylinder *Ci* setzte und den gleichzeitigen Effect auf jenes und auf die Pflanze beobachtete. War die umgebende Lösung doppelt chromsaures Kali, so blieb während der Beobachtungszeit das prüfende Papier unverändert, während die Pflanze fast ebenso viel Gas abschied, wie im weissen Lichte; war dagegen die dunkelblaue Lösung eingeschaltet, so wurde das Papier tief gebräunt, während die Wirkung auf die Pflanze fast Null war. (Weiteres ist in der gen. Abh. nachzusehen). Das bisher Mitgetheilte zeigt hinreichend, wie lückenhaft unsere Kenntnisse über diesen wichtigen Gegenstand noch sind und wie verdienstlich es wäre, ihn durch fortgesetzte tiefer eindringende Untersuchungen zu beleuchten.

Was die Zunahme der organischen Substanz in einem Lichte, dem bestimmte Strahlen fehlen, betrifft, so habe ich bereits in meiner cit. Arbeit p. 372 gezeigt, dass die darüber gemachten Angaben Hunt's nicht beweisend sind; meine dort beschriebenen Versuche, Pflanzen hinter Lösungen von doppelt chromsaurem Kali und Kupferoxydammoniak wachsen zu lassen, führen wenigstens zu dem Resultat, dass sie im letzteren Falle nach vollendeter Keimung aufhören zu wachsen, während die ersteren noch neue Blätter bilden, was unter den gegebenen Umständen allerdings auf Neubildung von organischer Substanz hindeutet. Doch können hier nur Wägungen entscheiden und zwar nur dann, wenn man sich versichert hat, dass zu den Versuchspflanzen ein Licht gelangt, dem gewisse Strahlen vollständig fehlen; aus letzterem Grunde ist von Versuchen mit farbigen Gläsern wenig zu hoffen (vergl. Valentin, Der Gebrauch des Spectroskops p. 48 ff.).

§ 11. **Einfluss des Lichts auf die Amylumbildung in den Chlorophyllkörnern.** H. v. Mohl entdeckte die wichtige Thatsache, dass in den Chlorophyllkörnern der meisten Pflanzen Stärkekörner eingeschlossen sind und in einzelnen Fällen konnte er sich überzeugen, dass die letzteren secundäre Erscheinungen in den vorher stärkefreien grünen Protoplasmakörnern sind[1]).

1) H. v. Mohl's Vermischte Schriften 1854. p. 361, und Bot. Zeitg. 1855. p. 113.

Nägeli und Cramer[1] lieferten neue Beispiele für das secundäre Auftreten der Stärke und beobachteten das Wachsthum derselben im Chlorophyll. Durch diese Beobachtungen wurde die Theorie Mulder's, wonach die Chlorophyllkörner durch eine chemische Umwandlung der Stärke entstehen und dadurch die Sauerstoff-abscheidung bewirkt werden sollte, eben so einfach als genügend widerlegt. Ich habe zuerst 1862 gezeigt, dass die im Chlorophyll entstehende Stärke eine Wirkung des Lichts ist, insofern die vorher stärkefreien grünen Protoplasmaballen nur dann Amylum in ihrem Inneren erzeugen, wenn sie bei hinreichender Temperatur längere Zeit hindurch von hellem Lichte getroffen werden; bei zu schwacher Beleuchtung werden die Chlorophyllkörner zwar grün, aber sie bilden keine Stärke; später (1864) fand ich auch, dass die in den Chlorophyllkörnern unter dem Einflusse des Lichts schon gebildete Stärke wieder verschwindet, wenn man die Blätter einige Tage lang dem Lichte entzieht, und dass sich in solchen, ihrer Stärkeeinschlüsse entledigten Chlorophyllkörnern zum zweitenmale Amylum bildet, wenn sie abermals dem Lichte ausgesetzt werden. Bei Pflanzen, deren Chlorophyllkörner überhaupt fähig sind, Stärke in sich zu erzeugen, kann man also diesen Vorgang mit einiger Vorsicht verhindern oder einleiten, indem man die Beleuchtung in geeigneter Weise regulirt; dadurch ist eine unmittelbare Beziehung des Lichts zur Stoffbildung in der Pflanze aufgefunden und zwar betrifft dies einen Stoff, der durch seine Verbreitung im Pflanzenreiche, durch sein massenhaftes Auftreten und seine Beziehung zur Organbildung der Pflanze zu den wichtigsten Assimilationsproducten zu rechnen ist. Die physiologische Wichtigkeit dieser Thatsachen wird dadurch nicht beeinträchtigt, dass die Chlorophyllkörner mancher Pflanzen (Allium Cepa, Tulipa?) niemals Stärke erzeugen, denn in diesem Falle kann ein physiologisch gleichwerthiges Product, Zucker entstehen, wie das bei Allium Cepa in der That der Fall ist. Auf die Bedeutung der Stärkebildung im Chlorophyll für den gesammten Stoffwechsel der Pflanze werde ich später zurückkommen.

In meiner Abhandlung »Ueber den Einfluss des Lichts auf die Bildung des Amylum's in den Chlorophyllkörnern« (Bot. Zeitg. 1862. No. 44) zeigte ich, dass die in unserem § 3 erwähnten, im Finsteren gebildeten gelben Protoplasmaballen (etiolirte Chlorophyllkörner) dem Lichte ausgesetzt zuerst grün werden, ohne noch eine Spur von Stärke zu enthalten; in diesem so zu sagen sterilen Zustande verbleiben sie, wenn die Pflanze an einem nicht hinreichend hellen Orte verweilt. Unter dem Einfluss hellen Lichtes dagegen treten in der weichen, aber soliden Substanz der Chlorophyllkörner zuerst sehr kleine, dann immer grösser werdende Amylumkörnchen auf, die später bekanntlich so gross werden können, dass von der Chlorophyllsubstanz selbst nur noch ein feiner Ueberzug bleibt, der zuweilen ebenfalls verschwindet. Um diese Reihe von Erscheinungen zu beobachten, lässt man mehrere Exemplare derselben Pflanzenart (Samen von Zea, Helianthus annuus, Beta vulgaris, Cucurbita, Phaseolus oder die Knollen von Beta, Dahlia, Helianthus tuberosus) bei günstiger Temperatur an einem finstern Orte keimen und so lange fortwachsen, bis keine weitere Blattbildung mehr erfolgt,

1) Pflanzenphysiologische Untersuchungen II. p. 398. Zu vergleichen ist ferner J. Böhm: Beiträge zur näheren Kenntniss des Chlorophylls; Sitzungsber. der kais. Akad. d. Wiss. Wien 1857; Sachs »Ueber die Stoffe, welche das Material zur Bildung der Zellhäute liefern« in Jahrbücher f. wiss. Bot. III; und »Uebersicht der Ergebnisse der neueren Untersuchungen über das Chlorophyll« in Flora 1862. No. 10 ff., sowie »Mikrochemische Untersuchungen« in Flora 1862. No. 21; endlich Adolf Weiss »Untersuch. über die Entw.-Gesch. des Farbstoffs in den Pfl.-Zellen« in Sitzungsber. der kais. Akad. d. Wiss. Wien 1864. XLIX.



dieser Stillstand bezeichnet gewöhnlich die innere Entleerung der Gewebe, dass alle disponibeln Reservestoffe verbraucht sind; die früher vorhandene Stärke und das Fett sind dann aus allen Organen verschwunden, oder nur noch spurweise anzutreffen. Um diese Zeit findet man das gelbe Protoplasma, welches vorher die Zellen der gelben Blätter auskleidete, in Körner zerfallen, in denen die sorgfältigste Prüfung keine Stärke nachzuweisen vermag. Bleiben die Pflanzen in diesem Zustande noch längere Zeit im Finstern, so verderben sie; an's Licht gebracht werden sie grün, die gelben Chlorophyllkörner färben sich so und werden grösser. Auch jetzt ist die ganze Pflanze gleich ihnen selbst noch frei von Stärke; tritt diese aber in den grünen Protoplasmakörnern auf, so findet sie sich auch nach kurzer Zeit in den leitenden Geweben der Blattstiele und Internodien, wo sie sich bis zu den wachsenden Knospen hin verfolgen lässt. Die letzteren beginnen nun neue Blätter zu entfalten. Da nun die Stärke in diesen Fällen im Chlorophyll sich bildet, nachdem die Pflanze aller disponiblen assimilirten Stoffe entledigt war, da sie ferner zuerst in den Chlorophyllkörnern auftritt, so hat man diese als die Organe der Stärkebildung zu betrachten, wahrscheinlich hängt die Sauerstoffabscheidung unmittelbar mit dieser Stärkebildung zusammen; da endlich die Stärke erst später in dem farblosen Parenchym auftritt, so wird die Folgerung nahe gelegt, dass die in den Blattstielen, Internodien und Knospen auftretende Stärke aus dem Chlorophyll der Blätter hierher geleitet wurde, eine Ansicht, die ich auf anderem Wege, ohne Kenntniss jener Thatsachen schon früher zu begründen suchte[1]). Dass die in den Chlorophyllkörnern entstandene Stärke in der Nacht (im Finstern) sich theilweise auflöse und durch die Blattstiele dem Stamme zugeführt werde, schloss ich aus der Beobachtung, dass das Amylum im Chlorophyll am Lichte erwachsener Pflanzen in kurzer Zeit ganz verschwindet, wenn diese bei hoher Sommertemperatur im Finstern verweilen. In meiner Arbeit »Ueber die Auflösung und Wiederbildung des Amylums in den Chlorophyllkörnern bei wechselnder Beleuchtung« (Bot. Zeitg. 1864. p. 292 ff.), zeigte ich, dass bei Tropaeolum majus, Nicotiana Tabacum, Geranium peltatum im Finstern bei 20—28° C. binnen 48 Stunden die Stärke aus den Chlorophyllkörnern verschwunden, die grüne Protoplasmasubstanz derselben aber noch wohl erhalten war. Als die Pflanzen nach fünftägiger Finsterniss am Fenster dem Sonnenlicht bei 19—26,5° C. ausgesetzt blieben, bildete sich binnen fünf Tagen neues Amylum in ihren Chlorophyllkörnern. Dass diese Vorgänge sich bei dem Wechsel von Tag und Nacht periodisch wiederholen, ist sehr wahrscheinlich und wenn trotzdem bei normal vegetirenden Pflanzen die Stärke im Chlorophyll immerfort sich vermehrt, so erklärt sich dies einfach durch die Annahme, dass die Stärkebildung während eines langen Sommertages über die Auflösung während der kurzen Nacht überwiegt. Bezüglich der Nachweisung dieser Thatsachen ist hervorzuheben, dass wenn eine zweite Stärkebildung in den Chlorophyllkörnern erfolgen soll, diese nicht selbst zerstört werden dürfen durch eine zu lange anhaltende Finsterniss, worüber die Angaben von Arthur Gris[2]) und meine eigenen in der genannten Abhandlung p. 289 ff. zu vergleichen sind.

§ 12. Ueber den Einfluss des Lichts auf andere als die bisher genannten Pflanzenstoffe ist wenig bekannt. Erwähnens- und prüfenswerth scheint die Mittheilung von Nièpce de St. Victor und Lucian Corvisart[3]), dass Stärkelösung unter dem Einfluss des Sonnenlichts binnen kurzer Zeit in Dextrin und Zucker sich umwandelt, dass ferner die Oxalsäure unter Mithilfe oxydirender Mittel bei höherer Temperatur durch das Licht zersetzt wird. Nach Jodin[4]) befördert das Licht die Oxydation verschiedener Pflanzenstoffe; seine hierher gehörigen Angaben bezüglich des Chlorophylls und Xanthophylls wurden

1) Jahrb. f. wiss. Bot. III. p. 183 ff.
2) Ann. des sc. nat. 1857.
3) Ann. der Chemie und Pharm. 1860. p. 112.
4) Comptes rendus 1864. T. 59. p. 857.

schon unter § 4 erwähnt; ähnlich verhalten sich aber auch ätherische Oele und Gerbstoff. Saussure hatte schon bemerkt, dass die Sauerstoffabsorption durch Lavendelöl im Lichte gesteigert erscheint. Jodin fand, dass eine alkoholische Auflösung desselben, welche in 10 C. C. nur 0,44 Gramm Oel enthielt, binnen 40 Tagen am Sonnenlichte mehr als 7 C. C. Sauerstoff absorbirte und dafür 0,1 bis 0,2 C. C. Kohlensäure lieferte, während ein gleiches Volumen derselben Lösung im Finstern nur 1,3 C. C. Sauerstoff aufnahm; das Terpentinöl bietet ähnliche Verhältnisse. — Das mit Guajakharz imprägnirte Papier ergrünt nach Jodin unter dem Einfluss blauer Strahlen und wird gelb im gelben Lichte. Wenn man nun das im ersten Falle ergrünte Papier den gelben Strahlen aussetzt, so geht das Grün wieder in Gelb über; am weissen Lichte nimmt das Papier eine gleichmässig grünliche Färbung an: es scheine, dass diese Färbung von keiner oder sehr unbedeutender Sauerstoffabsorption begleitet sei. — Alkoholische Tanninlösung nimmt an der Luft, aber im Finstern, nach Jodin selbst nach langer Zeit keinen Sauerstoff auf, während die gleiche Lösung im Licht schon in kürzerer Zeit eine namhafte Menge absorbirt und dafür eine kleinere Quantität Kohlensäure bildet. Die Lösung im destillirten Wasser scheint sich ähnlich zu verhalten, wenn sie vor Pilzen geschützt wird.

Dass in der lebenden Pflanze bei zunehmender Dauer der Insolation die Bildung der Blüthenfarbstoffe und der riechenden Stoffe gesteigert wird, geht aus Schübeler's[1]) werthvollen Angaben hervor, wonach die aus südlicheren Gegenden nach Norwegen eingeführten Pflanzen nicht nur grössere und dunkler gefärbte Samen und intensiver gefärbte Blüthen bringen, sondern auch die aromatischen Küchenkräuter und Obstsorten an Aroma gewinnen, während sie an Süsse verlieren. Selbst die Vegetationszeit dieser Pflanzen verkürzt sich nicht selten um ein Bedeutendes, was bei der geringeren Temperatur wohl nur den längeren Tagen, also dem verstärkten Lichteinfluss zuzuschreiben ist.

d. Beziehung des Lichts zur Formbildung der Pflanze.

§ 13. Es ist, wie ich glaube, ein allgemeines Gesetz, welches sich mit steigernder Vollkommenheit der Organisation, d. h. mit fortschreitender Theilung der physiologischen Arbeit in verschiedene Organe, mehr und mehr geltend macht, dass die chlorophyllhaltigen Assimilationsorgane diejenige Form und Stellung annehmen, durch welche sie für das Auffangen der Sonnenstrahlen in die günstigste Lage versetzt werden, wogegen die zur Neubildung von Organen oder Geweben bestimmten Theile des Pflanzenkörpers (Knospen, Cambium u. s. w.) sich durch verschiedenartige Umhüllungen gegen den unmittelbaren Einfluss des Lichtes schützen und wo dies bei der Einfachheit und Durchsichtigkeit der Pflanze nicht thunlich ist, da scheint in gleichem Sinne eine zeitliche Vertheilung der Art stattzufinden, dass am Tage die Stoffbildung, in der Nacht die Neubildung der Zellen sich vollzieht. Gewiss ist wenigstens, dass der unmittelbare Einfluss des Lichts für die allermeisten auf Zellenneubildung beruhenden Vorgänge nicht nur entbehrlich ist, sondern dass auch die überwiegende Mehrzahl derselben beständig in tiefer Dunkelheit vor sich geht; die Versuche zeigen ferner, dass manche Neu-

1) Die Culturpflanzen Norwegens. Christiania 1862. p. 26—38.



bildungen durch die Abwesenheit oder Verminderung des Lichts entschieden begünstigt werden. —

Die Thatsachen und Betrachtungen, auf welche sich das Obige stützt, habe ich in meiner Abhandlung »Ueber den Einfluss des Tageslichts auf Neubildung und Entfaltung verschiedener Pflanzenorgane« (Bot. Zeitg. 1863. Beilage) zuerst zusammengestellt. In Bezug auf das Verhältniss des Lichts zu der, wesentlich auf den moleculären Bewegungen des Protoplasma beruhenden Neubildung der Zellen (durch Theilung und sogen. freie Bildung) ist namentlich Folgendes hervorzuheben: 1) Die allermeisten Neubildungsherde sind im natürlichen Lauf der Dinge dem unmittelbaren Einfluss des Lichts, wenigstens des intensiveren, entzogen: so bei den überaus zahlreichen unterirdischen Organen der verschiedensten morphologischen und physiologischen Bedeutung, so auch das Cambium aller mit Borke bekleideten Stämme, das Meristem innerhalb der Knospen, wo es von den älteren zahlreichen Blattgebilden derselben umhüllt und tief verdunkelt wird, ebenso die Neubildungen im Embryosack und in den Sporangien vieler Kryptogamen. 2) Bei sehr einfachen Pflanzen, wo keine verdunkelnden, umhüllenden Theile vorhanden sind, finden die Bewegungen des Protoplasma, welche endlich zur Zelltheilung führen, sehr häufig des Nachts statt, wie Al. Braun[1]) bei Hydrodictyon, Spirogyra, Ulothrix zuerst beobachtete; Gleiches folgt aus den Angaben Thuret's für die Schwärmsporenbildung vieler Meeresalgen[2]). Nach Cohn beginnt die Sporenbildung bei Pilobolus crystallinus am Abend und vollendet sich in der Nacht[3]). Vielleicht gehören auch die Angaben DeBary's[4]) hierher, wonach die Sporen von Peronospora macrocarpa besser und rascher im Finstern als im Lichte keimen und die Entwickelung der Zoosporen von P. infestans durch Dunkelheit begünstigt wird. 3) Die Beobachtung, dass Adventivwurzeln an oberirdischen Stammtheilen im Finstern entstehen, wo es im Lichte nicht geschieht, wurde von mir bei Cactus speciosus, bei Tropaeolum majus, Veronica speciosa, Helianthus tuberosus beobachtet[5]). Hierher gehört auch die Bemerkung, dass sich die Adventivwurzeln des Epheus und ähnlich kletternder Pflanzen auf der Schattenseite (der Stütze zugewendet) bilden; die Luftwurzeln der Selaginellen, die Wurzelhaare der Farnenprothallien, der Lebermoosbrutknospen entstehen auf der Schattenseite; die durch Luftwurzeln ausgezeichneten Aroideen und epiphytischen Orchideen bewohnen ohnehin den tiefen Waldesschatten.

4) Wenn sich nun dennoch manche Neubildungen von Zellen an solchen Orten finden, welche dem hellen Tageslichte völlig preisgegeben sind, so kann man entweder annehmen, dass sich die betreffenden Zellen von den übrigen bezüglich ihrer Empfindlichkeit für Licht unterscheiden, oder aber, dass alle solche Zellentheilungen nur des Nachts vor sich gehen. Die dritte Annahme, dass sie des Lichts geradezu bedürfen, fällt weg, da ich gezeigt habe, dass sie auch in tiefer Finsterniss sich vollziehen; so ist es bei der Bildung der Schliesszellen der Spaltöffnungen auf der Blattoberseite von Reseda luteola, Beta vulgaris, Dahlia variabilis, Phaseolus multiflorus u. a.

Schliesslich ist an viele chlorophyllfreie Pflanzen zu erinnern, welche, gleich den unterirdischen Pilzen, ihren ganzen Gestaltungsprocess in unterirdischer Finsterniss vollenden, oder gleich vielen Boletus-, Agaricus- und Hydnumarten, gleich den Orobanchen, Monotropen u. a. erst dann an das Licht herantreten, wenn die meisten Neubildungen von Zellen beendigt sind.

Manche Beobachtungen, die aber noch experimenteller Prüfung bedürfen, scheinen zu der Annahme zu führen, dass das Licht in gewissen Fällen, wenn es von einer Seite stärker als von den anderen einfliesst, räumlich orientirend auf die Stellung der neuen Zellwände (Theilungsrichtungen) wirkt. In manchen dieser Fälle ist es aber noch ungewiss, ob die

1) Verjüngung p. 235 ff.
2) Ann. des sc. nat. 1850. XIV. 246 ff.
3) Verh. d. Leopoldina XV. I. p. 513.
4) Ann. des sc. nat. T. XX. p. 36, 37.
5) Bot. Zeitg. 1865. p. 119.

Stellung der Organe gegen Licht und Schatten eine Folge ihrer ersten Entstehung ist oder ob nicht ein frühzeitig auftretender Heliotropismus mitgewirkt habe. Das hier in Betracht kommende Material ist in meiner Abhandlg. Bot. Zeitg. 1868: Beilage p. 7 nachzusehen. Endlich wird bei Erforschung dieser Verhältnisse auch die Beobachtung De Bary's[1]) in Betracht zu ziehen sein, wonach die Ausbildung der Uredoform der Gattung Uromyces auf der Unter- oder Oberseite der Nährblätter durch das Licht bestimmt zu werden scheint.

§ 14. **Der Einfluss des Lichts auf das Wachsthum der Zellen**, vorausgesetzt, dass dieselben bereits angelegt sind, macht sich, wie es scheint, nur bei den chlorophyllhaltigen Organen geltend, während die farblosen oder bunten Gewebe seiner Mitwirkung zur Erlangung ihrer normalen Form nicht bedürfen. Die für das Leben am Lichte bestimmten, chlorophyllhaltigen Organe zeigen dabei den Unterschied, dass die einen bei abnehmender Lichtintensität ihre Dimensionen wenigstens nach einer Richtung vergrössern (viele Internodien und Blattstiele), während die anderen, der Lichtabnahme entsprechend, kleiner bleiben oder wenigstens in gewissen Richtungen weniger wachsen, als im normalen Tageslichte (Spreiten der Laubblätter). Da nur die chlorophyllhaltigen Organe diese Abhängigkeit des Wachsthums von der Lichtintensität zeigen, so wäre die Annahme nahe gelegt, dass das Licht diesen Effect durch das Chlorophyll selbst ausübt, wie, ist freilich nicht zu sagen.

Die hierher gehörige Literatur ist höchst unerquicklich, wie aus meiner kritischen Zusammenstellung in Bot. Zeitg. 1868. Beilage. p. 9 u. 10 ersichtlich ist. Nur das Verdienst Bonnet's[2]), der zuerst durch Experimente die Beleuchtungsintensität als Ursache der Formveränderungen und mangelhaften Färbung der Blätter (des Etiolements) erkannte, verdient rühmende Erwähnung. Die folgenden thatsächlichen, der Erweiterung noch sehr bedürftigen Angaben entnehme ich meiner oben cit. Abhandlung[3]).

Unter den Internodien sind es zumal die ersten, zur Emporhebung der Keimknospe über den Boden bestimmten, welche im Dunklen sich stärker als im Lichte verlängern und bei zunehmenden Helligkeitsgraden immer mehr an Längenwachsthum einbüssen, ein Verhalten, dessen Nutzen für die Pflanze auf der Hand liegt; bald ist es das unter, bald sind die über den Cotyledonen liegenden Glieder des Keimstängels, welche diese Beziehung zum Lichte darbieten, je nachdem die Cotyledonen selbst bestimmt sind unter der Erde zu bleiben oder emporgehoben zu werden (Phaseolus vulgaris und multiflorus, Vicia Faba und Lupinus); ähnlich wie die ersten Internodien der Keimpflanzen verhalten sich, zu gleichem Zwecke die der Knollentriebe (Kartoffel) oder die aus Zwiebeln hervortretenden Blumenschäfte (Tulipan, Hyacinthus); bei Crocus ist es sogar der Basaltheil der Perigonröhre, der durch Lichtmangel eine entschiedene Verlängerung erfährt. Gewiss ist, dass mit dieser Verlängerung des ganzen Organs überall eine sehr namhafte Verlängerung der Zellen Hand in Hand geht, ob aber eine etwaige Vermehrung der Zellenzahl mit hinzutritt ist nicht entschieden. — Dagegen erscheint die Verlängerung solcher Internodien, die schon am vollen Tageslicht eine sehr bedeutende Länge erreichen, im Finstern nicht weiter oder doch nicht auffallend gesteigert zu werden; so fand ich es bei den Internodien schlingender Stämme von Humulus Lupulus, Dioscorea Batatas und Phaseolus multiflorus. — Manche Stammorgane, welche dichtgedrängte Blätter tragen, wie die untersten Internodien der Runkelrübe im 2. Jahr, wie die Blüthenwirtel tragenden Stammtheile, zeigen im Finstern keine auffallende Verlängerung, die sich leicht an einem Auseinanderrücken der Blattgebilde bemerklich machen

1) Ann. des sc. nat. XX. p. 94.

2) Usage des feuilles Goettingue et Leide. 1757. p. 209.

3) Dass die allgemein verbreitete Ansicht, als ob die Internodien sämmtlich im Finstern länger, die Blattflächen kleiner würden, schlechthin unrichtig ist, habe ich dort bereits betont und folgt von selbst aus den hier genannten Fällen.



würde. — Die Blattstiele scheinen bald länger, bald kürzer zu werden mit zunehmender Finsterniss oder Helligkeit, worüber es noch an hinreichenden Beobachtungen fehlt. Wo die Organe durch Lichtmangel eine auffallende Streckung erfahren, da trifft diese in verschiedenem Grade das Parenchym der Rinde, die Gefässbündel und die Epidermis, woraus sich die sehr allgemeine, von mir zuerst beobachtete Torsion der etiolirten Internodien erklärt, die sich besonders schön bei dem hypocotylen Stengelglied der Kürbiskeime beobachten lässt; es wird mit zunehmender Verlängerung korkzieherförmig (s. a. a. O.). Unter den Laubblättern zeigen die, von Natur langen und schmalen, im Finstern eine auffallende Verlängerung und eine Verminderung des Breitenwachsthums: Gramineen, Irideen, Liliaceen, Tragopogon porrifolius, Allium Cepa; dagegen bleibt die Spreite solcher Blätter, welche einen von dieser abgegrenzten Blattstiel besitzen, gewöhnlich nach allen Dimensionen ihrer Fläche hin im Wachsthum zurück, wenn die Beleuchtung sich mindert; so bei den netzförmig geaderten Blättern der Dicotylen, den Farnen u. s. w. In manchen Fällen scheint es aber, als ob mit zunehmender Lichtintensität zuerst eine Steigerung des Flächenwachsthums einträte und bei einem gewissen Helligkeitsgrade ein Maximum erreicht würde, um mit noch weiter gesteigerter Helligkeit eine Abnahme der Flächenbildung folgen zu lassen; so fand ich mehrfach die Blätter von Phaseolus im Sommer an schattigen Fenstern viel grösser, als an sonnigen Orten, im Finstern bleiben sie sehr klein. Den Laubblättern ähnlich verhält sich die laubartige Rindenausbreitung der Internodien von Cactus speciosus; im Finstern erwachsen (gelb) bleiben dieselben rundlich prismatisch.

Das specifische Maass des Einflusses, den das Licht auf Längen- und Breitenwachsthum ausübt, ist für jede Pflanzenart ein anderes; bei manchen beträgt der Quotient der gleichnamigen Dimensionen im Finstern und am Tageslicht das 10- bis 20fache, bei anderen das 3- bis 4fache, bei manchen wird der Unterschied unmerklich. Von einer geeigneten photometrischen Methode unterstützt, würden sich hier wichtige Entdeckungen machen lassen, wenn man die specifische Aenderung des Wachsthums bei bekannter Zu- und Abnahme der Helligkeit bestimmen könnte. Um nur im Allgemeinen eine Vorstellung von derartigen Lichtwirkungen zu geben, führe ich folgende Zahlen an: das hypocotyle Stengelglied von Polygonum Fagopyrum erreicht im vollen Tageslicht 2—3 Cm., an der Hinterwand eines hellen Wohnzimmers ungefähr 15 Cm., in einem finstern Schrank 35—40 Cm. Länge; das gleichnamige Stammstück von Cucurbita Pepo wird im Freien 3—4 Cm. in tiefer Finsterniss 40—50 Cm. lang. Die Blattfläche von Tropaeolum majus erreicht in tiefer Finsterniss 1—1½ □ Cm.; im Tageslicht 30 und mehr □Cm. (Andere Beispiele s. a. a. O.).

§ 15. **Die Beziehung des Lichts zum Wachsthum der Blüthen und Früchte** ist, soweit meine Untersuchungen reichen[1], eine wesentlich andere als bei den Laubblättern und Internodien. Während diese, um ihre normale Form und grüne Färbung auszubilden, vom Licht unmittelbar getroffen werden müssen und je nach der Intensität desselben ein verschiedenes Wachsthum zeigen, auch dann, wenn ihnen ein Ueberschuss von assimilirten Bildungsstoffen zu Gebote steht, ist dagegen die Ausbildung der Blüthentheile in Form, Grösse und Färbung (mit Ausnahme der chlorophyllhaltigen Theile, Kelch und Carpelle) bei der überwiegenden Mehrheit der untersuchten Pflanzen ganz unabhängig davon, ob sie bei ihrem Wachsthum vom Licht unmittelbar getroffen werden oder nicht: die im Finstern selbst angelegten, oder die in frühester Jugend dem Licht entzogenen Blüthenknospen **können** sich, unter der Bedingung,

---

1) Dieselben stehen, wie ich glaube, in ihrer Richtung bis jetzt allein da. Alles hier folgende stützt sich auf meine Abhandlungen: »Ueber den Einfluss des Tageslichts auf Neubildung und Entfaltung verschiedener Pflanzenorgane« in Botan. Zeitg. 1863 Beilage p. 17 ff. und »Ueber die Wirkung des Lichts auf Blüthenbildung unter Vermittelung der Laubblätter« in Bot. Zeitg. 1865.



dass ihnen die assimilirten Bildungsstoffe zugeführt werden, in tiefster Finsterniss ganz ebenso schön ausbilden, wie bei der gewohnten Beleuchtung: nur die Kelchtheile und Carpelle, welche im Licht ergrünen, bleiben hier gelb oder gelblich weiss, erreichen aber ihre normale Form und Grösse, worin sie ebenfalls von den Laubblättern abweichen; die Corollen und Staubfäden können nicht nur die normale Grösse, Form und Färbung erreichen, sondern auch die ihnen eigenthümlichen Bewegungen: das Oeffnen und Schliessen der Krone, das Aufspringen der Antheren ausführen; die Pollenkörner können sich in ganz normaler Form und Grösse entwickeln, die Narben werden empfängnissfähig, die Samenknospen können, wie wenigstens einige Versuche lehren, befruchtet und zu reifen, selbst keimfähigen Samen ausgebildet werden. Ich sage zunächst sie können diess Alles, denn bei den bisher gemachten Versuchen sind neben normalen im Finstern ausgebildeten Blüthen auch häufig abnorme und höchst abweichende gefunden worden; die ersteren beweisen, dass der unmittelbare Einfluss des Lichts zur normalen Ausbildung nicht unentbehrlich ist, die letzteren zeigen, dass Nebenumstände die durch den Versuch selbst eingeführt werden, störend einwirken können.

Die Bedingung, dass den im Finstern zu bildenden Blüthen die zum Aufbau ihrer Zellen nöthigen Stoffe in assimilirter Form zugeführt werden müssen, kann in zweifacher Weise erfüllt werden. I. Die Pflanze besitzt noch keine Laubblätter, ist aber mit einem Reservestoffbehälter (Stamm, Knolle, Zwiebel) versehen, der so viel assimilirte Substanz enthält, als zur Entfaltung der vorhandenen Knospen nöthig ist. In diesem Falle findet eine üppige Blüthenbildung auch dann statt, wenn die ganze Pflanze mit allen ihren Theilen in tiefer Finsterniss steht; so entfalten die noch unter der Erde verborgenen Frühlingsknospen von Hyacinthus orientalis, Tulipa Gesneriana, Crocus vernus, Iris pumila ihre Blüthen in gewohnter Grösse, Form und Farbenpracht vollkommen, wenn sie sich in einem finsteren Raum entwickeln, während die gleichzeitig hervorwachsenden Laubblätter und Internodien alle Symptome des entschiedensten Etiolements (gelbe bis weisse Färbung, abnormes Längen- und Breitenwachsthum) zeigen. Diese Erfahrung ist um so schlagender, als die Knospen jener Pflanzen lange vorher ebenfalls in tiefer Finsterniss (unterirdisch und umgeben von undurchscheinenden Hüllen) entstanden sind, so dass sie ihren ganzen Lebenslauf in solcher beginnen und vollenden können. — Wenn ich sage, dass die assimilirten Bildungsstoffe für das Wachsthum der Blüthen in diesem Falle schon in den Reservestoffbehältern vorhanden sind, ist damit nicht gemeint, dass alle die eigenthümlichen Stoffe, die sich später in der entfalteten Blüthe vorfinden, schon wirklich in den Zwiebeln, Knollen u. s. w. steckten; sondern nur das Material, aus welchem sich diese Verbindungen durch weitere Umwandlungen bilden können, ist schon da; diess lehrt ganz augenscheinlich der Umstand, dass von den auffallenden Farbstoffen, die später die Corolle schmücken, noch keiner in der Zwiebel und Knospe enthalten ist, aber offenbar sind andere Stoffe in ihnen, die leicht in jene Farbstoffe sich umwandeln[1]. Die Verhältnisse bei den unter II genannten Pflanzen führen endlich zu der ohnehin schon wahrscheinlichen An-

1) Vgl. einige Versuche über das Vorhandensein eines Chromogens in den noch ungefärbten Blüthenknospen von Papaver Rhoeas in Bot. Zeitg. 1863 meine gen. Abh. p. 25.

nahme, dass die blüthenbildenden Stoffe bei den genannten Liliaceen und Irideen (und wohl bei allen Pflanzen, welche im Frühjahr ihre Blüthen vor oder gleichzeitig mit den Blättern entfalten) im vorigen Jahr von den grünen Blättern unter Mithilfe des Lichts in irgend einer vorbereitenden Form erzeugt und aufgespeichert wurden. — II. Pflanzen, welche im Beginn der Vegetationsperiode zuerst eine gewisse Anzahl Laubblätter bilden und dann, nach der Erstarkung zum Blühen sich vorbereiten, können sich sehr verschieden verhalten, je nachdem sie in einem früheren oder späteren Entwickelungszustand dem Licht entzogen und ins Finstere gestellt werden: α) Die belaubte Pflanze kann durch Assimilation am Lichte so viel blüthenbildende Stoffe erzeugt und in ihren Geweben aufgespeichert haben, dass diese zur Erzeugung mehrerer Blüthen und selbst von Früchten ausreichen, wenn die Pflanze in diesem Zustande ganz ins Finstere gebracht wird, wie ich es für Nicotiana rustica Bot. Zeitg. 1863 a. a. O. p. 5 beschrieben habe; β) die belaubte Pflanze kann am Lichte bereits grössere Blüthenknospen gebildet und in ihren Geweben ein kleines Quantum blüthenbildender Stoffe gesammelt haben; wird sie in diesem Zustande ganz ins Finstere gebracht, so entwickeln sich die ältesten Blüthenknospen, oft nur eine, allein; die jüngeren verkrüppeln oder gehen ganz zu Grunde, so bei Brassica Napus (überwinterte Exemplare im Frühjahr), bei Cheiranthus Cheiri (ebenso), Cucurbita Pepo, Papaver Rhoeas u. a. (Bot. Zeitg. 1863 a. a. O. p. 22 ff.); γ) die belaubte Pflanze werde in dem Zustand ins Finstere gebracht, wo ihre ersten Blüthenknospen noch sehr klein, ungefärbt sind, wo ihre Gewebe noch keinen erheblichen Vorrath blüthenbildender Stoffe enthalten, alsdann entwickelt sich im Finstern keine Blüthe, die Knospen verderben. Dieser unter γ genannte Fall ist der lehrreichste und wir wollen ihn ausführlicher betrachten. Während die Blüthenentwickelung bei einer Pflanze in diesem Entwickelungsstadium unterbleibt, wenn sie mit allen Organen ins Finstere gebracht wird, kann dagegen eine üppige Neubildung, Wachsthum und Entfaltung an gleichen Exemplaren hervorgebracht werden, wenn die Laubblätter dem Licht ausgesetzt bleiben und nur der Gipfeltheil des Stammes oder eines Zweiges in einen finsteren Raum eingeführt wird. Die am Lichte verbleibenden Laubblätter assimiliren hier, sie erzeugen blüthenbildende Stoffe, welche durch die Gewebe des Stammes dem im Finstern befindlichen Gipfel zufliessen und nicht nur seine Verlängerung und Bildung etiolirter Laubblätter bewirken, sondern auch zur Neubildung von Blüthenknospen und zu deren Wachsthum und Entfaltung verwendet werden; in dem Recipienten entwickelt sich als Verlängerung des am Lichte befindlichen grün belaubten Stammes ein Spross, dessen vegetative Organe völlig abnorm und etiolirt, dessen Blüthen mit gelegentlichen Ausnahmen normal gestaltet und gefärbt sind. Es ist leicht einzusehen, dass die Blüthenbildung im Finstern um so reichlicher ausfallen wird, je grösser die assimilirende Laubmasse desselben Stammes am Licht und je intensiver das letztere selbst ist. Indem ich wegen des Verlaufs und der Einzelnheiten der Versuche auf meine neuere Abhandlung in der Bot. Zeitg. 1865 verweise, sollen hier nur einige Angaben zur Veranschaulichung des Gesagten dienen.

Von je zwei möglichst gleichen, im Beginn der Floration stehenden Pflanzen, wurde die eine ganz ins Finstere gestellt, die andere nach dem durch Fig. 6. b. gegebenen Schema behandelt. Der Holzstab *s* trägt den aus dickem, undurch-

sichtigen Pappendeckel gefertigten Cylinder *R*, welcher mit dem übergreifenden Deckstücke *Rd* verschlossen werden kann. Am Boden des ersteren (oder an seiner Seitenwand) befindet sich ein Loch zu Einführung des Gipfeltriebs *g*; um diesen in seiner Lage zu sichern und das Eindringen des Lichts zu vermeiden wird ein halbirter den Stengel an der Eintrittsstelle umfassender Kork *k* mit eingeschoben und etwaige Ritzen mit Baumwollbäuschen verstopft. Der ganze Apparat bleibt an einem hellen Fenster stehen. Um dem Sprosse *g* einen hinreichenden Spielraum zu gewähren, ist es nöthig den Recipienten möglichst gross zu machen; 40 Cm. Höhe und 20 Cm. Weite desselben genügen meist; um die starke Erhitzung desselben zu vermeiden, muss er beschattet werden, ohne aber die Belaubung zu beschatten: es geschieht am besten dadurch, dass man einen noch grösseren Cylinder wie *R* umgekehrt über den Recipienten hängt. Für die Versuche mit Kürbispflanzen wurden die Recipienten in Form parallelepipedischer Kästen von Pappdeckel (Seiten desselben 73 Cm. zu 31 Cm.) hergestellt, an denen Thüren zur Einführung des Gipfels und zur Beobachtung des Inneren angebracht wurden. In einigen Fällen wurde noch (Phaseolus multiflorus, Antirrhinum majus) der Gegenversuch in der Weise ausgeführt, dass die den vorigen möglichst gleiche Versuchspflanze am Fenster stehen blieb, ihre sämmtlichen Stammtheile sammt Laubblättern wurden aber mit einem der undurchsichtigen Recipienten bedeckt, so dass nur der die Blüthenknospen tragende Gipfel herausragte und dem Licht ausgesetzt blieb; in diesen Fällen verdarben die kleinen Blüthenknospen ganz ebenso als ob die ganze Pflanze sich im Finstern befunden hätte, da die Laubblätter keine blüthebildenden Stoffe erzeugen konnten, und da die Blüthenknospen selbst, wie der Versuch zeigt, sie obgleich beleuchtet, auch nicht erzeugten.



Fig. 6. b.

Der Erfolg der nach dem Schema Fig. 6 b gemachten Versuche ist nun wie schon erwähnt der, dass eine mehr oder minder grosse Zahl völlig normaler Blüthen neben abnormen im Finstern sich bildet. Dass die Kelche und Carpelle gelb oder gelblichweiss bleiben, statt zu ergrünen, betrachte ich hier nicht als eine Abnormität der Blüthe, da es nicht das Wachsthum der Zellen, sondern nur die chemische Ausbildung der Chlorophyllfarbstoffe betrifft; die wahren Abnormitäten machen sich darin geltend, dass einzelne Blumenblätter oder alle klein bleiben, dass sie nicht ihre lebhafte, sondern eine fahle Färbung annehmen, dass die Antheren nicht aufspringen, indem ihre Spiralfaserzellen sich nicht ausbilden (Kürbis), dass der Pollen verkrüppelt, die Narbe befruchtungsunfähig wird u. s. w. Alle diese zuweilen äusserst auffallenden Abnormitäten können die eingangs des § gemachte Behauptung nicht umstossen; denn neben ihnen, vor und nach den abnormen Blüthen bilden sich die schönsten, vollkommen normalen aus; wenn dazwischen einzelne abnorme, zuweilen höchst auffallende Formen vorkommen, so kann diess nicht unmittelbar auf dem Umstande, beruhen, dass sie nicht vom Lichte getroffen werden, denn beiden normal ausgebildeten ist diess ja auch

nicht der Fall. Es lassen sich vielmehr andere zureichende Gründe angeben, obgleich dieselben noch durch Versuche geprüft werden müssen. Bei meinen Versuchspflanzen stehen die Blüthen oder Blüthenstände in den Achseln der Laubblätter; im normalen Lebenslauf assimiliren diese am Licht und können ihre Assimilationsproducte auf kürzestem Wege in kurzer Zeit ihren Achselknospen zufliessen lassen; ist dagegen der blüthentragende Spross im Finstern, so ändert sich diess; die Blätter, in deren Achseln die Blüthen stehen, sind etiolirt und im Finstern, sie assimiliren also nicht, sie können den Blüthenknospen keine Bildungsstoffe übergeben; diese müssen vielmehr von den am Lichte befindlichen grünen Laubblättern herbeikommen, also eine lange Wegstrecke durch die zwischenliegenden Internodien zurücklegen; dieser Weg betrug bei meinen Versuchen mehrfach 0,5 bis 1 selbst 2 Meter. Um ihn zu durchlaufen brauchen die Stoffe Zeit. Ist nun im Finstern eine Blüthenknospe angelegt, so ist bei günstiger Temperatur der Trieb zum Wachsthum da, aber es kann treffen, dass die zum normalen Wachsthum nöthigen Stoffe noch nicht den Weg durchlaufen haben, sie kommen zu spät, die Blüthe wird abnorm; die zu spät angekommenen Bildungsstoffe kommen nun aber der folgenden benachbarten Blüthe zu Gute. Daraus erklärt es sich sehr einfach, warum so oft bei meinen Versuchen (zumal mit Cucurbita, Petunia und Tropaeolum majus) eine Blüthe im Finstern abnorm wurde, während die darauf folgende sich aufs Beste, oft mit enormer Grösse, ausbildete. Diese Annahme wird auch gestützt durch einen Versuch mit Tropaeolum majus. Bei den nach unserm Schema gemachten Versuchen bilden sich im Finstern anfangs einige ganz normale Blüthen, die oft Früchte ansetzen, die späteren Blüthen aber, wenn der etiolirte Stammtheil schon sehr lang geworden ist, zeigen meist die wunderlichsten Verkrüppelungen, zuletzt kommen solche, deren Kelch und Blumenkrone sich öffnet wie zum Aufblühen, obgleich beide noch winzig klein und ungefärbt sind; die nicht aufspringenden Antheren ragen in einem Bündel hervor. Diese Abnormität konnte ich nun auch dadurch erzielen, dass ich bei am Lichte stehenden Exemplaren die Laubblätter der mittleren Stammtheile entfernte und am Gipfel nur kleine Blüthenknospen stehen liess, indem ich auch hier die Blätter, aus deren Achseln sie entsprangen, wegnahm; diese Knospen waren, obgleich am Licht, doch zu weit von den assimilirenden Laubblättern am unteren Stammtheil entfernt. Als aber am Gipfel später neue Laubblätter sich bilden konnten, traten auch aus deren Achseln neue vollkommene Blüthen hervor. — Ein Grund für die (nicht immer auftretende) Abnormität der später im Recipienten sich entwickelnden Blüthen liegt ferner in dem Umstande, dass die assimilirende Laubmasse bei den Versuchspflanzen sich nicht in dem Maasse vermehrt, wie die steigende Zahl der Blüthen; meist findet im Gegentheil eine Verminderung der Assimilationsorgane durch Alter u. s. w. statt; die späteren Blüthenknospen werden daher mangelhaft ernährt; doch macht sich diess seltener geltend. Das intermittirende Auftreten normaler und abnormer Blüthen im Recipienten kann auch daher rühren, dass (wie aus einigen meiner Versuche zu vermuthen ist) die Laubblätter ausserhalb desselben bald stark beleuchtet und erwärmt, auch stark assimiliren, bald aber schlecht beleuchtet in kalter Luft nicht assimiliren können; so wird die Zufuhr assimilirter Stoffe zu den im Finstern befindlichen Blüthenknospen, also auch deren Ernährung eine ungleiche, intermittirende. Der Verlauf jedes einzelnen Versuchs ist daher von

vielen Umständen abhängig und es muss hier von einer ausführlichen Darstellung abgesehen werden. Nur beispielsweise sei erwähnt, dass ich bei Tropaeolum majus bis zu 9 normalen neben mehreren abnormen Blüthen im Recipienten erhielt; eine Cucurbita Pepo mit 11 Blättern am Licht lieferte im Recipienten 22 Blüthen (an einem 205 Cm. langen etiolirten Stamme), intermittirend abnorme und normale (sämmtlich männlich), viele der letzten sehr gross, die 22. Blüthe hatte vollkommen normalen Pollen; ausserdem bildete sich eine enorme Zahl männlicher und weiblicher Blüthenknospen. Von einem kräftigen Exemplar einer gemeinen Garten-Petunie wurde eine Gipfelknospe in den Recipienten geleitet, wo sich 21 Blüthen, meist normal, einzelne intermittirend abnorm bildeten; die 15. wurde mit am Licht entwickelten Pollen befruchtet, sie gab eine Frucht mit reifen Samen, deren Keimkraft nicht constatirt wurde; die im Finstern gebildete Verlängerung des Stammes betrug 123 Cm. — Eine Ipomaea purpurea mit 12 Blättern am Lichte gab im Finstern 8 schöne Blüthen; eine Veronica speciosa mit vielen Blättern brachte im Recipienten 4 Aehren mit Hunderten von Blüthen. Phaseolus multiflorus mit 16 beleuchteten Blättern gab im Finstern 3 Inflorescenzen mit zusammen 38 Blüthen, Cheiranthus Cheiri entfaltete aus sehr jungen in den Recipienten eingeführten Knospen 13 meist normale neben theilweise abnormen Blüthen. Bis jetzt ist Linum usitatissimum die einzige Pflanze, bei der es mir nicht gelang, junge ins Finstere eingeführte Blüthenknospen zur weiteren Entfaltung zu bringen.

Meine Versuche über Fruchtbildung sind noch nicht zahlreich. Wie schon erwähnt gab eine ganz ins Finstere gestellte Nicotiana rustica zwei Früchte mit zahlreichen keimfähigen Samen, die producirenden Blüthen selbst waren im Finstern entstanden und hatten sich selbst befruchtet. Bei einer Cucurbita Pepo entwickelte sich im Recipienten eine weibliche Blüthe die mit dem Pollen im Freien aufgeblühter befruchtet eine unreif geerntete etiolirte Frucht von 472,5 Gramm producirte; sie hatte 13 Blätter ausserhalb des Recipienten. Die Frucht enthielt 35 wohlgebildete volle Samen. An einem grossen Allium Porrum im Freien wurde eine blühende Inflorescenz sorgfältig mit dunklen Hüllen umgeben; sie lieferte 28 Früchte, von deren Samen 8 keimten; bei zwei Versuchen mit Papaver somniferum, wo die Blüthenknospe oder Blüthe ins Finstere eingeführt wurde, ergaben diese beidemal grosse (im unreifen Zustand gelbe) Kapseln mit Hunderten von reifen Samen, die aber bei der Keimprobe gleich den normal entwickelten nicht anschlugen; nur in einem Falle keimten 6 derselben.

e. Wirkung des Lichts auf Gewebespannung.

§ 16. Begriffsbestimmungen. Organe, welche noch einer Verlängerung durch Wachsthum fähig sind und von entgegengesetzten Seiten her mit verschiedener Helligkeit beleuchtet werden, krümmen sich dem Strahle des stärkeren oder schwächeren Lichts concav entgegen, so dass die Ebene, in welcher die Krümmung liegt, beiderseits ungefähr von gleicher Beleuchtung getroffen wird. Diese Erscheinung soll im Folgenden mit dem Worte Heliotropismus bezeichnet werden, und zwar als positiver, wenn die Concavität auf der Seite der hellsten Beleuchtung, als negativer, wenn sie umgekehrt liegt.

Manche chlorophyllhaltige Organe zeigen im normalen Lebenslauf abwechselnde Krümmungen, derart, dass bald die eine, bald die gegenüberliegende Längslinie des Organs concav wird, also ein periodisches Hin- und Herschwanken, wobei die Krümmungsebene für das Organ im Voraus bestimmt, in keiner gesetzlichen Beziehung zur Einfallsebene des stärksten Lichtes steht. Nicht selten bieten diese periodisch beweglichen Organe die weitere Eigenschaft, sich nach einer bestimmten Seite hin zu krümmen, wenn sie erschüttert werden. Unter den Bedingungen nun, welche diesen beweglichen Zustand (nicht die Bewegung selbst) bei chlorophyllhaltigen Organen unterhalten, ist das Licht von bestimmter, nicht genauer ermittelter Intensität eine der unentbehrlichen, und zwar in der Art, dass nach vorausgegangener Beleuchtung der Organe die Bewegungen auch in tiefer Finsterniss erfolgen; nach vorausgegangener andauernder Verfinsterung aber hört die Beweglichkeit auf, um erst nach abermaliger Lichtwirkung von hinreichender Dauer wiederzukehren. Es wird also durch hinreichend lange und intensive Beleuchtung ein labiler Zustand in das Gewebe eingeführt, der im Folgenden als Phototonus bezeichnet werden soll, im Gegensatze zu dem durch lange Dunkelheit eingeführten Zustand der »Dunkelstarre«; die Wirkung des Lichts im angegebenen Sinne mag als »inducirende« von den anderen Lichtwirkungen unterschieden werden.

Wenn sich nun ein derartiges Organ im phototonischen Zustand befindet, so wird es durch jeden stärkeren Wechsel der Helligkeit in Bewegung gesetzt und zwar in der Art, dass die Krümmungsebene dieselbe bleibt, wie die der periodischen Schwingungen, und so, dass Ab- und Zunahme der Helligkeit entgegengesetzte Krümmungen in dieser Ebene bewirken. Ist das betreffende periodisch bewegliche Organ zugleich für Erschütterung beweglich, so bringt Abnahme der Helligkeit die Krümmung in derselben Richtung hervor, wie der Stoss. Von dem Heliotropismus unterscheidet sich diese Lichtwirkung einmal dadurch, dass die erzeugte Krümmung ihrer Richtung nach in keiner geometrischen, gesetzlichen Beziehung zur Richtung des einfallenden Strahls steht, ferner dadurch, dass es hier nicht auf eine ungleichseitige Beleuchtung, sondern auf eine Zu- oder Abnahme der gesammten Helligkeit ankommt, endlich tritt die hier definirte Lichtwirkung nur dann auf, wenn das Organ sich im Phototonus befindet, während der Heliotropismus gerade an solchen Organen, die vorher längere Zeit im Finstern waren, sich entschiedener geltend macht. Mit Rücksicht auf den letztgenannten Unterschied kann diese durch den Wechsel der Helligkeit erzeugte Wirkung als paratonische unterschieden werden. Die Frage nach dem in den Organen liegenden Mechanismus, der es dem Lichte möglich macht, so verschiedene Bewegungen in ihnen auszulösen, soll hier zunächst nicht behandelt werden, da sich in der Abhandlung »Gewebespannungen« das darüber Bekannte unter allgemeinere Gesichtspuncte bringen lässt; hier genüge es, die äussere Erscheinung derartiger Bewegungen in ihrer Beziehung zur Einfallsebene, Intensität, Dauer und Farbe des Lichts zu betrachten.

Die Einführung der beiden neuen Namen wird durch die Unterscheidung der betreffenden Erscheinungen nicht nur entschuldigt, sondern sogar gefordert; bisher wurden diese ganz verschiedenen Lichtwirkungen nicht hinreichend auseinander gehalten. Vergl. Bonnet: Usage des feuilles Abhandlung II und V; Senebier: Physiol. III. 181; Meyen: Physiologie III. p. 586—587; P. de Candolle: Physiol. übers. v. Röper II. 574 und Unger: Anat. und Phys. 1854 p. 415.



Ganz unabhängig vom Licht ist dagegen das Winden der Ranken und schlingenden Stämme; sowohl die freiwillige Drehung derselben als die Umschlingung von Stützen geschieht in tiefer Finsterniss in gleicher Weise wie am Tageslicht, selbst dann, wenn die sonst chlorophyllhaltigen Organe durch Ausbildung im Finstern (Etiolement) kein Chlorophyll besitzen. H. v. Mohl zeigte diess zuerst für die Ranken von Pisum sativum und Lathyrus odoratus und für die schlingenden Stämme von Ipomaea und Phaseolus vulgaris [1]). Die vollständig etiolirten Ranken von Bryonia dioica und Cucurbita Pepo ebenso die völlig vergeilten Stengel von Phaseolus multiflorus und Ipomaea machten bei meinen Versuchen ihre freiwilligen Bewegungen (Einrollung der Ranken, Torsion der Internodien) ebenso entschieden, wie sie sich um dargebotene Stützen festwanden.

§ 17. Heliotropismus. Die heliotropische Krümmung geschieht in der bei weitem grössten Mehrzahl der Fälle so, dass die Concavität des gekrümmten Organs auf der Seite der stärksten Beleuchtung liegt (positiver Heliotropismus), der entgegengesetzte Fall ist selten. Der Grad der Krümmung (wenigstens gilt diess für den positiven Heliotropismus) hängt ab von der Streckungsfähigkeit des Organs, der Beleuchtungsdifferenz seiner verschiedenen Seiten und von der Dauer dieser Zustände. Strahlen verschiedener Brechbarkeit wirken in sehr verschiedenem Maasse auf die heliotropischen Organe, hier aber sind es merkwürdigerweise die sogen. chemischen Strahlen, die hochbrechbaren, violetten, ultravioletten, welche die grösste Energie entwickeln. In gleichem Sinne, wie die Sonnenstrahlen, wirken auch verschiedene irdische Lichtquellen (Oelflammen, Kohlenspitzen, die unter dem Einfluss elektrischer Ströme glühen).

Die Beziehung der Zweckmässigkeit der heliotropischen Krümmungen zur ganzen Lebensweise der Pflanze ist in den meisten Fällen leicht zu erkennen. Die assimilirenden Laubblätter oder die sie tragenden Stiele und Internodien sind gewöhnlich in der Art für den Heliotropismus eingerichtet, dass schliesslich die Oberseite der Blattflächen dem Licht unter einem möglichst rechten Winkel entgegen gehalten wird, um so die unter den gegebenen Umständen grösste Zahl von Lichtstrahlen aufzufangen. Schlingende Stämme sind, wie H. v. Mohl zuerst zeigte, frei von heliotropischer Krümmungsfähigkeit, oder sie besitzen sie nur in sehr geringem Grade, sie würde ihrer Eigenschaft, zu schlingen, nur Abbruch thun [2]); dafür sind die Blattstiele, oder einzelne Theile derselben (Bewegungspolster) für diese Wirkung des Lichtes sehr empfindlich. Negativer Heliotropismus findet sich dagegen bei kletternden Stämmen, wie Hedera Helix und ähnlichen, wodurch sie an die ihnen nöthige Stütze angedrückt werden, dafür sind dann die Blätter positiv heliotropisch und wenden ihre Oberfläche dem Lichte zu. Die Ranken sind nicht positiv, zuweilen aber negativ heliotropisch (Vitis) und es scheint fraglich, ob sie letztere Eigenschaft nicht immer in geringem Grade besitzen. Die periodisch beweglichen Organe der Blätter (z. B. von Phaseolus) können ausser ihrer Reizbarkeit für die paratonische Wirkung des Lichts auch heliotropisch sein: es ist leicht ersichtlich, dass die paratonischen Krümmungen der Bewegungsorgane erst dann die Blattoberfläche dem Lichte wirklich entgegen stellen, wenn die heliotropische Krümmung mitwirkt.

---

1) Ueber den Bau und das Winden der Ranken und Schlingpflanzen, Tübingen 1827. § 68 und § 84.

2) Die untern, nicht schlingenden Stammtheile solcher Pflanzen (z. B. Phaseolus) sind dagegen heliotropisch.



Bei der allgemeinen Verbreitung des positiven Heliotropismus ist es unnöthig Beispiele anzuführen, nur sei auf die Wichtigkeit der Thatsache hingewiesen, dass auch einzelne Zellen wie die Vaucherien und die Internodien der Nitellen entschieden heliotropisch sind. — Wohl constatirte Fälle des negativen Heliotropismus sind dagegen selten. Der des Stammes von Hedera wurde von Dutrochet[1]) untersucht; er fand, dass die Enden der Epheuzweige, von ihrem Baumstamm abgehoben sich nach 6 Stunden an diesen wieder anlegten, im Zimmer wachsend wenden sie sich vom Fenster weg. Den merkwürdigsten Fall bietet vielleicht das hypocotyle Stammstück der Keimpflanzen von Viscum album (einer Pflanze, deren übrige Theile, entsprechend ihrer Lebensweise, wie es scheint, frei von Heliotropismus sind): Dutrochet[2]) klebte keimende Samen an die innere und äussere Fläche einer Fensterscheibe; sie wendeten das Wurzelende der dunklen Seite zu und bei Beleuchtung von unten, aufwärts. — Eigenthümlich sind die Verhältnisse bei Tropaeolum majus; am Fenster erwachsen sind die unteren Stammglieder in der Jugend entschieden positiv heliotropisch, wenn sie durch Thätigkeit des Cambiums dicker werden, hört diess auf, und später krümmen sie sich umgekehrt convex gegen das Fenster; die Blätter sind stark positiv heliotropisch. — Die Wurzeln sind bald positiv, bald negativ. Concav gegen das stärkste Licht krümmt sich die Keimwurzel von Mirabilis Jalappa und die von Allium sativum nach Dutrochet, ebenso von Allium Cepa nach Durand[3]); die Luftwurzeln von Pothos digitata sind nach Ersterem negativ heliotropisch, ebenso nach Payer[4]) die Keimwurzeln von Brassica, Sinapis alba, Sedum Telephium, Rhagodiolus lampsanoides, Cichorium spinosum und Hieracium. Durand giebt negativen Heliotropismus bei denen von Raphanus sativus, Cheiranthus incanus, Myagrum sativum, Isatis und bei den Nebenwurzeln von Lathyrus odoratus an. Die Angaben über die junge Hauptwurzel von Lepidium sativum widersprechen einander. Nach Hofmeister sind die im Wasser wachsenden Wurzeln von Cordyline vivipara stark negativ heliotropisch[5]). Selbstredend müssen für derartige Versuche die Keimpflanzen so cultivirt werden, dass die Wurzeln sich im Wasser oder in feuchter Luft in durchsichtigen Gefässen entwickeln. — Bei Lemna, die in Gläsern cultivirt wird, sind positiv heliotropische Wurzelkrümmungen immer deutlich zu sehen; bei Phaseolus, Zea Mais, Cucurbita, Juglans regia, Pistia Stratiotes, Myosotis, Callitriche, Beta vulgaris, Cannabis sativa, Quercus, Allium Cepa sah ich die im Wasser wachsenden Wurzeln sich concav gegen das einfallende Licht krümmen, aber immer nur bei sehr intensivem Licht; dem Wachsthumsgange der Wurzel entsprechend, ist es gewöhnlich nur ein kurzes oberhalb der Haube befindliches Stück, welches die Krümmungen macht; letztere umfassen aber nicht selten einen Halbkreis. Während der Nacht wird bei solchen Wurzeln die gehobene Spitze, indem sie weiter wächst durch Schwerkraft abwärts gezogen, während das am folgenden Tage weiter wachsende Stück wieder durch Heliotropismus sich krümmt; so erhält das im Laufe einiger Tage gewachsene Wurzelstück eine eigenthümliche Zickzackgestalt, die aus concav dem Licht entgegengekrümmten Abtheilungen besteht, unterbrochen durch die knieförmigen Abwärtsbiegungen.

Lichtquellen. Nach Hervé Mangon[6]) krümmen sich keimende Roggenpflanzen dem Lichte zu, welches von den Kohlenspitzen eines elektrischen Leuchtapparats ausströmt. Hallier sah den Stamm von Ornithogalum umbellatum unter dem Einfluss einer 30 Fuss entfernten Laterne sich krümmen.

Lichtfarben. Die ersten brauchbaren Beobachtungen wurden von Poggioli, Payer, Dutrochet, Zantedeschi gemacht[7]); die besten sind ohne Zweifel die von Gardner und Guille-

1) Mém. II. 68.
2) Mém. II. 63.
3) Froriep's Notizen 1846. XXXVIII. Nr. 8.
4) Comptes rendus XVIII. p. 35.
5) Ber. d. kön. Sächs. Ges. d. Wiss. 1860. p. 208.
6) Comptes rendus 1861. p. 243.
7) Comptes rendus 1842. p. 1194 und 1843. T. XVI. p. 749; Ann. des sc. nat. 1848. T. XX. 329 und Bot. Zeitung 1864. p. 355.



main. Der erstere fand, dass sich die Pflanzen in allen Farben des Sonnenspectrums krümmen und dass in einem dunklen Kasten, der von verschiedenen Seiten rothes und blaues Licht erhält, die Pflanzen sich letzterem zuneigen, ebenso wenn das Roth durch Gelb, Orange, Grün ersetzt wird. Licht, welches seine auf die Daguerresche Platte wirkenden Strahlen verloren hatte[1]), erzeugte noch heliotropische Krümmung. Mit derselben Vorsicht wie das Ergrünen beobachtete Guillemain auch die Krümmung in den verschiedenen Theilen des Sonnenspectrums, an Keimpflanzen von Kresse und weissem Senf. Er kommt zu dem Schluss: die jungen etiolirten Pflanzen krümmen sich unter dem Einfluss aller Strahlen des Sonnenspectrums, die am wenigsten brechbaren Wärmestrahlen, oder die von niederer Temperatur scheinen allein eine Ausnahme zu machen. Die Wärmestrahlen, welche weniger brechbar sind als das Roth und die chemischen Strahlen, brechbarer als das Violett, zeigen zwei Maxima der Thätigkeit; das »erste Maximum« liegt zwischen den Frauenhoferschen Linien H und J, das andere ist nach Tages- und Jahreszeit und andern Umständen veränderlich. In dem mit dem Quarzprisma erhaltenen Spectrum erstreckt sich die krümmende Wirkung bis über die Region derjenigen Strahlen hinaus, welche durch fluorescirende Substanzen und Iodsilber noch angezeigt werden. Die beiden Maxima der heliotropischen Wirkung des Spectrums sind durch das Minimum derselben im Blau, neben der Linie F getrennt. — Nach Gardner und Guillemain zeigen die im Spectrum stehenden Pflanzen ausser Krümmung gegen die Lichtquelle noch eine seitliche Krümmung (laterale Flexion) gegen die indigoblaue Region. — Ich beobachtete die Wirkung des gemischt orangen und blauen Lichts, welches durch eine gesättigte Lösung von doppelt chromsaurem Kali und eine dunkle von Kupferoxydammoniak gegangen ist, bei den in § 3 beschriebenen mit dem Apparat Fig. 4 angestellten Versuchen. In dem aus Roth, Orange, Gelb und Grün zusammengesetzten Licht erfolgte keine Krümmung, während sie in dem aus Grün, Blau, Violett und Ultraviolett gemischten mit grosser Energie eintrat[2]). Das Unterbleiben der Krümmung im gemischt orangen Lichte widerspricht den Angaben Gardner's und Guillemain's und stimmt mit der von Zantedeschi, wonach Oxalis multiflora und Impatiens Balsamina hinter rothem, orangem, gelbem Glase keine Krümmung erfuhren; möglich, dass durch eine hinreichend dicke Schicht der chromsauren Lösung gewisse krümmende Strahlen vernichtet werden, die im Sonnenspectrum durch unvollkommene Dispersion den Rothen bis Gelben sich beimengen. Der Angabe Zantedeschi's steht aber auch noch die von Dutrochet[3]) entgegen, wonach hinter einem Glas, welches nur rothes Licht durchliess, dünnere Internodien sich krümmten, dickere nicht. Die Acten über diesen Gegenstand sind also noch lange nicht geschlossen; weitere Fortschritte werden vorzugsweise von einer strengen spectroskopischen Prüfung der farbigen Schirme (Gläser, Flüssigkeiten) und einer noch vorsichtigeren Anwendung des Spectrums abhängen; da in der Substanz der Prismen selbst ausser der Zerstreuung der Farben auch nothwendig noch eine Diffusion des Lichts eintritt, so muss das Spectrum auch immer kleine Quantitäten unzerlegten Lichts enthalten, wohlgeprüfte farbige Schirme dürften daher vorzuziehen sein; dabei ist aber zu beachten, dass die spectroskopische Prüfung die Intensität des für den Versuch dienenden Lichts wesentlich zu berücksichtigen hat, wenn es gilt bestimmte Strahlen auszuschliessen, was hier nicht weiter ausgeführt werden kann.

Die bei meinen Versuchen hinter einer Lösung von doppelt chromsaurem Kali gewachsenen Pflanzen zeigten die Erscheinung, dass die schmalen Blätter, wie die von Linum usitatissimum und grandiflorum sich nach unten concav einrollten, die breiteren Cotyledonen von Linum und Ipomaea, Brassica, Sinapis und Helianthus auf der Unterseite tief concav, kaputzenförmig wurden. Martius beobachtete dasselbe an den Blättern von Lepidium sati-

---

1) Vergl. § 3.

2) Bei etiolirten Keimpflanzen von Triticum vulgare, Carthamus tinctorius, Sinapis alba, Pisum sativum, Zea Mais, Lupinus albus, Linum usitatissimum und grandiflorum.

3) Ann. des. sc. nat. XX. 329.



vum und Linum usit. hinter rothem, gelbem und violettem Glase[1]). Aehnliches geschieht aber auch im Finstern und bei etiolirten Blättern.

§ 18. **Phototonus und Dunkelstarre, periodische und paratonische Bewegung der Blätter.** Wenn man Pflanzen mit periodisch beweglichen Blättern, wie Phaseolus, Acacia, oder mit sogenannten reizbaren Blättern, wie Oxalis acetosella und Mimosa pudica zerstreutem Licht von geringer Intensität oder einer tieferen Dunkelheit aussetzt, so fahren die Blätter fort, je nach der Temperatur und Dunkelheit, noch einen bis mehrere Tage lang ihre periodischen Bewegungen zu machen und für Erschütterung reizbar zu sein. Diese Beweglichkeit, dieses labile Gleichgewicht verliert sich aber immer mehr, die periodische Bewegung wird unregelmässiger, die Reizbarkeit für Erschütterung nimmt ab, bis sich endlich die Beweglichkeit ganz verliert, ein stabiles Gleichgewicht der Gewebe eintritt. Dieser Zustand der Dunkelstarre ist zunächst noch nicht tödtlich, wenn aber die Pflanze noch länger im Finstern verweilt, so erkranken die Blätter und fallen ab. Bringt man die Pflanze dagegen unmittelbar nach Eintritt der Dunkelstarre in einen Raum, wo sie von hinreichend intensivem Lichte getroffen wird, so behält sie vorerst noch einige Stunden, zuweilen selbst Tage lang diesen unbeweglichen Zustand; unter fortgesetztem Lichteinfluss aber wird die früher reizbare Pflanze wieder reizbar, für Lichtwechsel empfindlich und periodisch beweglich, sie tritt wieder in den Zustand des Phototonus ein. Eine höhere, nicht näher bekannte Intensität und Dauer des Lichtes sind also die Bedingungen für die Herstellung und Erhaltung des Phototonus, es ist aber noch völlig unbekannt, welche Lichtfarben im Stande sind, eine dunkelstarre Pflanze wieder phototonisch zu machen. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass ein ähnlicher Wechsel innerer Zustände auch andere (chlorophyllhaltige) Organe trifft, bei ihnen aber unbemerkt bleibt, weil es an einem Reagens fehlt, um ihn äusserlich wahrnehmbar zu machen.

So lange nun also eine periodisch bewegliche und für Erschütterung reizbare Pflanze sich im Zustande des Phototonus befindet, macht sie ihre periodischen Bewegungen unabhängig von unmittelbaren Lichteinflüssen; dieselben finden bei constanter Dunkelheit, wie bei constanter Beleuchtung (letzteres nur an einem Beispiel constatirt) statt; jedoch wird dabei das Zeitmaass der periodischen Bewegung ein anderes, kürzeres als unter dem gewohnten Einfluss von Tag und Nacht. Ist demnach durch dauernde Beleuchtung die Pflanze phototonisch, so ist damit ein von äusseren Einflüssen theilweise unabhängiger Wechsel innerer Zustände gegeben, der sich durch die periodischen Bewegungen kenntlich macht. — In diesem Zustande sind aber ausserdem die Bewegungsorgane auch für einen unmittelbaren Lichteinfluss empfänglich: allseitige Verminderung der Helligkeit bewirkt das Zusammenlegen der Blattflächen auf- oder abwärts (Schlafstellung), eine allseitige Steigerung der Helligkeit bewirkt Krümmungen der Bewegungsorgane, durch welche die Blattflächen sich ausbreiten, die sogen. Tagstellung (wachende Stellung) annehmen. Diese Bewegungen folgen, je nach der Lebhaftigkeit der Pflanze, dem Lichtwechsel mehr oder minder schnell nach; bleibt dann aber die Helligkeit oder Dunkelheit constant, so treten abermals die im Eingang dieses § beschriebenen Verhältnisse ein. Diese dem Lichtwechsel fol-

1) Botan. Zeitung 1854. p. 82.



genden paratonischen Bewegungen sind aber wie es scheint nicht allen periodisch beweglichen Blättern eigen; nach den unvollkommenen Beschreibungen des Hedysarum gyrans (eigene Beobachtungen fehlen mir) scheint es, dass hier die periodischen Schwingungen der Seitenblättchen durch Lichtwechsel nicht alterirt werden; jedenfalls darf aber angenommen werden, dass die Bewegungen der letzteren nur durch ihr kurzes Zeitmaass von denen der Mimosen, Phaseolusarten u. s. w. verschieden sind; auch die langsame Periode der Mimosen u. a. geht bei constantem Licht oder bei constanter Beleuchtung in ein kürzeres Tempo über, die Blättchen sind alsdann in beständig auf- und abgehender Bewegung, die allerdings nicht unmittelbar als solche gesehen werden kann. Man kann diese Thatsachen so aussprechen: bei Mimosa, Phaseolus, Acacia u. a. überwiegt der paratonische Einfluss des Lichts im normalen Leben derart, dass nur eine tägliche Periode zustandekommt, indem das Streben, sich periodisch zu bewegen durch den täglichen Wechsel von Tag und Nacht überwogen wird; bei Hedysarum dagegen ist der innere periodische Zustandswechsel der Gewebe so kräftig, dass die paratonische Wirkung des täglichen Helligkeitswechsels sich nicht geltend machen kann.

Schliesslich ist zum Verständniss des Ganzen zu bemerken, dass die durch freiwillige periodische Bewegung oder durch die paratonische Wirkung einer plötzlichen Verdunkelung an phototonischen Blättern hervorgebrachte »Nachtstellung« wesentlich verschieden ist von der durch Dunkelstarre erzeugten stabilen Gleichgewichtslage: letztere ist nicht gleich der Nachtstellung, sondern der Tagstellung ähnlich, die Blättchen sind ausgebreitet.

Die hier gegebene Darstellung unterscheidet sich von der früherer Schriftsteller zunächst nur dadurch, dass ich die verschiedenen Arten der Lichtwirkungen und die verschiedenen Zustände der Gewebe schärfer auseinander halte. Die Beobachtungen, auf welche ich mich dabei stütze, habe ich in meiner Abhandlung »Ueber die vorübergehenden Starrezustände periodisch beweglicher und reizbarer Pflanzenorgane« (Flora 1863. Nr. 30—31) zusammengestellt, auf welche ich wegen der betreffenden Literatur verweise.

Zur Orientirung diene zunächst noch folgende tabellarische Uebersicht:

I. Unbeweglicher Zustand, Dunkelstärre, hervorgerufen durch anhaltende Dunkelheit.

a) keine Reizbarkeit für Erschütterung;
b) keine Reizbarkeit für die paratonische Lichtwirkung;
c) keine durch inneren Zustandswechsel bewirkte, periodische Bewegung.

II. Beweglicher durch dauernde Lichtwirkung herbeigeführter Zustand: Phototonus.

d) Reizbarkeit für Erschütterung;
e) Reizbarkeit für paratonische Lichtwirkung.
 α) Steigerung der Helligkeit bewirkt Tagstellung;
 β) Verminderung bewirkt Nachtstellung.
f) Freiwillige, periodische Bewegung bei constantem Licht und constanter Dunkelheit.

Dass die periodischen Bewegungen der Mimosen auch in constanter Finsterniss noch lange fortbestehen, wusste schon Du Hamel; De Candolle zeigte, dass sie auch bei constanter künstlicher Beleuchtung stattfinden, und die Zeit für eine periodische Schwingung dabei abnimmt. Ich beobachtete die beschleunigte periodische Bewegung in constanter Finsterniss bei: Phaseolus, Oxalis incarnata und acetosella, Trifolium incarnatum und pratense, Acacia Lophantha und Mimosa pudica. Aus Dutrochets Beobachtungen folgt, dass in constanter Fin-

sterniss der bewegliche Zustand um so eher verloren geht, je höher (oberhalb eines gewissen Minimums) die Temperatur ist; der Phototonus tritt dann um so schneller wieder ein, je intensiver das Licht ist. Dass die Dunkelstarre auch bei diffusem Licht, im Inneren eines Wohnzimmers, eintritt, habe ich zuerst beobachtet. Als ein Beispiel für den Verlauf der im § geschilderten Vorgänge führe ich folgende Beobachtungsreihe aus meiner gen. Arbeit an: Am 24. Septb. 1863 Abends 9 Uhr wurde ein kräftiges Exemplar von Mimosa pudica in einen hölzernen, gut schliessenden Schrank gestellt, in welchem sich das Thermometer für die folgenden Ablesungen befand:

Tag des Septembers.	Stunde.	Temp. °C.	Zustand der Mimosenblätter im Finstern.
24.	9. ab.	16,5	Nachtstellung.
25.	7. früh	16,0	Tagstellung, reizbar.
	8. früh	16,0	untere Bl. offen, obere halboffen, manche unregelmässig.
	9. früh	16,0	untere Bl. offen, obere ganz geschlossen.
	12. mitt.	16,2	die unteren und ein oberes Blatt ganz offen, die andern unregelmässig, 90°—180° Oeffnungswinkel.
	2. mitt.	16,3	sämmtliche Blätter 180°—130° offen.
	4. ,,	16,5	untere Bl. 180° offen, mittlere 90° offen, obere 180° offen.
	7. ab.	16,0	obere und mittlere Blätter 60—90° offen, oberste geschlossen.
26.	7. früh	16,1	sämmtliche Blätter 180° offen.
	9. ,,	16,0	untere Bl. 90° offen, obere geschlossen.
	12. mitt.	16,2	sehr unregelmässig, meist 90° offen, keine Reizbarkeit.
	2. ,,	16,5	Oeffnung der Blättchen 180—120° oberste geschlossen.
26.	4. mitt.	16,3	sämmtlich ungef. 90° offen, wieder ziemlich reizbar.
	6. ab.	16,5	Oeffnung 60°, nicht reizbar.
	10. ,,	16,2	völlig geschlossen, theilweise reizbar.
27.	7. früh	15,6	alle Blättchen 180° offen, nicht reizbar, Stielpolster wenig reizbar.
	9. ,,	15,3	180° offen; Blättchen nicht, Polster der Stiele theilweise reizbar.
	11¾ ,,	15,5	ebenso.
	1¾ mitt.	15,5	obere Blättchen geschlossen, untere offen, einzelne reizbar.
	3 ,,	15,3	untere Bl. 90° offen, obere geschlossen, kaum reizbar.
	7. ab.	15,0	meist ganz offen (180°), unregelmässig.
	9. ,,	15,0	Oeffnung 180—90°, unregelmässig.
28.	7. früh	15,0	sämmtliche Bl. 180° offen, Blättchen nicht, Polster wenig reizbar.
	9. ,,	15,5	ebenso; Stiele etwas abwärts, secundäre Stiele stark abwärts.
	11. ,,	15,6	genau ebenso; starr.

Die Blätter waren also um 11 Uhr am 28. dunkelstarr geworden; die Pflanze wurde sogleich an ein Südostfenster gestellt, wo in den nächsten Tagen die Temperatur von 16,8° C. bis 15,8° C. variirte. Bis zum 29. Septbr. 9 Uhr Abends blieben die Blätter genau in demselben Zustand, den sie im Finstern zuletzt angenommen hatten, obgleich sie einige Stunden lang von der Sonne waren getroffen worden; erst am 30. zeigten die Polster ein wenig Reizbarkeit, die Blättchen waren noch starr; viele derselben fielen jetzt ab; am 1. Octbr. zeigten die Blättchen eines Blattes um 9 Uhr Abends ihre periodische Nachtstellung, die andern waren noch starr, offen; am 3. Octbr. wurden die noch gesunden Blätter wieder reizbar und periodisch beweglich. Nach dieser Versuchsreihe scheint es, als ob auch die Reizbarkeit für Erschütterung periodischen Aenderungen unterläge.



In diesem §, wo wir es nur mit der Abhängigkeit der Bewegungen vom Licht, nicht aber mit allen anderen dabei etwa thätigen Einflüssen zu thun haben, kann eine Gesammtbeschreibung und Aufzählung der verschiedenen Bewegungserscheinungen der Blätter um so mehr unterbleiben, als sich bei Meyen (Physiol. III. 515 ff.) und Unger (Anatomie und Physiologie der Pfl. p. 415 ff.) zahlreiche Angaben darüber und Literaturnachweisungen finden.

II.

Wärme.

Zweite Abhandlung.

Wirkungen der Wärme auf die Vegetation.

§ 19. Der Lebenslauf der Zelle beruht auf den Bewegungen ihrer kleinsten Massentheile, die sie von aussen in sich aufgenommen hat: in räumlich und zeitlich geordneter Folge verbinden und trennen sich die chemisch verschiedenen Atome, Festes löst sich in Flüssigem, gelöste Moleküle schlagen sich in fester Form nieder, Flüssigkeiten sammt den in ihnen gelösten Stoffen diffundiren in die molecularen Zwischenräume der organisirten Zellenbestandtheile, des Protoplasmas und der Haut. Jede einzelne dieser Bewegungen der Atome und Moleküle des Zellenleibes hängt nach einem besonderen Gesetze von der Temperatur ab, ohne dass man im Stande wäre, dasselbe für jeden einzelnen in der Zelle vorkommenden Fall zu nennen; aber die mechanische Wärmetheorie gestattet wenigstens, uns in der Vorstellung ein anschauliches Schema für die Abhängigkeit jener Vorgänge von der Temperatur zu bilden: bei der Erwärmung und Abkühlung der organisirten Zelltheile und der sie durchtränkenden Flüssigkeiten werden die Atome und Moleküle derselben in ihrer gegenseitigen Anordnung, in ihrer Disgregation, wie es Clausius nennt, geändert, ihre gegenseitigen Entfernungen vermehrt oder vermindert[1]; aber mit dieser Aenderung der Lage und Entfernung der Massenelemente muss auch die Wirkung ihrer gegenseitigen Anziehung sich verändern, denn die Werthe dieser Wirkung sind Functionen der Entfernungen. — Wie in dem Quecksilber eines Thermometers durch Temperaturänderungen die gegenseitige Entfernung seiner Elementarmassen bald vergrössert bald vermindert wird, so geschieht es auch in den Theilen der lebenden Zelle; aber in dieser tritt ein Umstand hinzu, der in jenem fehlt; in den Zellen werden

1) Clausius: Abhandlungen über die mechanische Wärmetheorie. Braunschweig 1864. I. Abth. p. 247 ff.



nicht wie im Quecksilber chemisch gleichartige und gleichartig gelagerte Theile von einander entfernt oder einander genähert, vielmehr trifft hier die Lagenänderung chemisch ungleichartige Atome und sehr verschiedene zwischen einander gelagerte Molecüle (bei Lösungen und mit Lösung imbibirten Organen); diese können durch Erwärmung und durch Abkühlung in Bewegung versetzt einander so genähert oder entfernt werden, dass vorher gleichgültig nebeneinander liegende sich chemisch anziehen, vorher verbundenes getrennt wird, dass also neue Gleichgewichtszustände sich herstellen[1]). Es bleibt also nicht bei einer blossen Verschiebung der Massenelemente, welche, wie bei dem Quecksilber des Thermometers, durch eine entgegengesetzte Wärmeänderung rückgängig gemacht, durch eine gleichnamige nochmals hervorgebracht werden könnte; die Wirkung der Wärme in der Zelle, der Pflanze, bringt vielmehr einen neuen Zustand derselben hervor, und dieselbe Erwärmung oder Abkühlung wird bei derselben Zelle zu verschiedenen Zeiten verschiedene Effecte bedingen müssen.

Will man nun, eine ernste Absicht vorausgesetzt, die Wirkung der Temperatur auf das Leben der Pflanze kennen lernen, so genügt es nicht, die Wirkungen irgend eines Wärmegrades auf den gesammten Lebensverlauf einer Pflanze zu beobachten; dem Physiologen muss es vielmehr darum zu thun sein, einzelne, scharf begrenzte, in sich selbst möglichst gleichartige Vorgänge in Bezug auf ihre Abhängigkeit von der Temperatur zu untersuchen. Zu einer tieferen Einsicht wird man nur dann gelangen, wenn man die Erwärmung und Abkühlung der Pflanzentheile durch Wärmeleitung und Strahlung, die entsprechenden Volumenveränderungen erkannt hat und nun die einzelnen Vorgänge des Wachsthums eines Zellenbestandtheils, die Theilungen der Protoplasmagebilde und ihre Bewegungen, einzelne leicht kenntliche chemische Processe, wie das Ergrünen des Chlorophylls, die Sauerstoffabscheidung und Kohlensäureproduction, die Stärkebildung u. s. w., die Imbibition und Diosmose auf ihre Abhängigkeit von der Temperatur untersucht; was bisher nur gelegentlich und in sehr lückenhafter Form geschehen ist. Sucht man aus dem vorliegenden Material die allgemeinsten Sätze zu abstrahiren, so lässt sich ungefähr folgendes sagen: 1) jeder einzelne Vegetationsvorgang ist in bestimmte obere und untere Grenzwerthe der Temperatur eingeschlossen, bei deren Ueberschreitung das Leben entweder einfach stillsteht um später wieder zu beginnen, oder aber die Anordnung der Molecüle in den organisirten Gebilden so verschoben und zerrissen wird, dass die Fortsetzung der Lebensprocesse später ganz unmöglich ist; 2) innerhalb dieser Grenzwerthe wird mit der Höhe der constant gedachten Temperatur (von der unteren Grenze aus) die Energie der einzelnen Vegetationsprocesse bis zu einem gewissen Maximum gesteigert, die Zeit ihres Verlaufs abgekürzt; aber diese Abhängigkeit zwischen Temperaturzunahme und Geschwindigkeit des physiologischen Processes lässt sich durch keine einfache Proportion ausdrücken; 3) nicht bloss die Höhe eines constant gedachten Temperaturgrades entscheidet über die Energie der in der Zelle statthabenden Vorgänge, sondern auch die Schwankungen der Temperatur an sich bewirken auffallende Veränderungen (Bewegung des Protoplasmas, Erfrieren).

---

1) Vergl. Clausius a. a. O. p. 269 über chemische Zerlegung und Verbindung durch Wärme.



a. Ursachen, welche die Temperatur im Inneren der Pflanzentheile bestimmen.

§ 20. Obwohl in jeder Pflanze beständig durch Aufnahme von Sauerstoff und Bildung von Kohlensäure in den wachsenden Geweben Wärme frei wird und zur Temperaturerhöhung des Gewebes beitragen muss und in manchen Fällen wirklich in auffallendem Grade beiträgt, so ist doch im Allgemeinen die Ausgiebigkeit dieser Wärmequelle so überaus gering, dass sie gegenüber den anderen Ursachen, welche die Temperatur im Inneren der Pflanze bestimmen, für den hier verfolgten Zweck ganz übersehen werden darf (s. die Abh. »Athmung«). Dagegen kommen drei Momente sehr allgemein zur Geltung: die Wärmeleitung die Strahlung und die durch Sauerstoffabscheidung bewirkte »Wärmebindung« (Abkühlung); bei den in der Luft befindlichen tritt aber noch viertens die Bildung des Wasserdampfes bei der Transpiration hinzu: das in den Zellen flüssige Wasser entzieht diesem seine Verdampfungswärme.

Ueber die Wärmestrahlung (Absorptions- und Emissionsvermögen) der Pflanzentheile sind physiologisch brauchbare Beobachtungen nicht vorhanden, der Einfluss der Sauerstoffabscheidung und der Transpiration würde sich aus anderen Daten annähernd berechnen lassen, doch fehlt es noch an solchen Berechnungen; nur über die Wärmeleitung und die Temperaturzustände massiger Pflanzentheile (Baumstämme) ist Einiges bekannt.

Der Einfluss der Wärmeleitung auf die inneren Temperaturzustände wird bei kleinen Pflanzen, wie den meisten Algen, Flechten, Pilzen, Moosen u. s. w. in einfacherer Weise sich geltend machen als bei grossen, massigen Gebilden. Bei der namhaften Flächenentwickelung und geringen Masse jener wird selbst dann, wenn die Leitungswiderstände sehr gross sind, eine Temperaturausgleichung mit dem umgebenden Medium schnell und leicht erfolgen, und um so eher, wenn das Letztere Wasser ist. Man wird daher, wenn die Temperatur der Umgebung nicht sehr schnellen Schwankungen unterliegt, den Wärmezustand jener Pflanzen dem der Umgebung immer nahezu gleich setzen können, wenn nicht durch Wärmestrahlung wesentliche Differenzen herbeigeführt werden. Letztere, sowie die Sauerstoffabscheidung und Transpiration bewirken bei den grünen Blättern der Landpflanzen eine Erniedrigung ihrer Temperatur unter die der umgebenden Luft, die sich zumal bei Sonnenschein geltend macht und vielleicht günstig auf das Leben der Blätter wirkt. Welchen Antheil die Oberflächenbildung der Blätter, ihre glatte oder behaarte Epidermis in dieser Richtung nimmt, ist unbekannt, gewiss aber wichtig für das Leben der Pflanze, da die Grösse der Flächenbildung, die Glätte und Behaarung in leicht wahrnehmbarer aber nicht genau bekannter Beziehung zu den Wohnorten der Pflanzen stehen. Welch grosse Werthe die Wärmestrahlung und ihre Folgen erreichen, zeigt der Thau und die Reifbildung auf Pflanzen; die hierbei thätige Emission der Wärmestrahlen ist aber in ihrem Werthe gleich der Absorption, welche sich unter anderen Verhältnissen mit gleicher Entschiedenheit geltend machen muss. Wer physiologische Untersuchungen mit besonderer Rücksicht auf Pflanzengeographie unternehmen wollte, hätte hier gewiss ein dankbares Feld.

Bei massenhaft entwickelten Pflanzengebilden, Baumstämmen, grossen Früchten muss die langsame Wärmeleitung bei raschen Temperaturschwankungen der Umgebung Ungleichheiten der Temperatur in verschiedenen Tiefen desselben

Organs herbeiführen und zumal bei dem Holzkörper macht sich noch die Verschiedenheit der Wärmeleitung in der Richtung der Fasern und senkrecht dazu geltend; es ergeben sich daraus verwickelte Erscheinungen, die nur durch lange Beobachtungsreihen aufgehellt werden können.

Die durch Wärmeschwankung bewirkten Zusammenziehungen und Ausdehnungen ganzer Gewebemassen treten nur selten auffällig hervor und die physiologischen Folgen derselben sind noch kaum berücksichtigt worden.

Die Wärmeleitung in saftigen lebenden und todten Pflanzentheilen, Zwiebeln, Wurzeln, Kartoffelknollen wurde von Göppert[1]) beobachtet. Knoblauch[2]) bestimmte das Verhältniss der Leitungsgeschwindigkeit in Längs- und Querrichtung der trockenen Holzfasern für Acacie, Buxbaum, Cypresse u. a. = 1,25 : 1; für Flieder, Hollunder, Weissdorn, Nussbaum, Buche, Rüster, Eiche u. a. = 1,45 : 1; bei Apricose, Fernambuk u. a. = 1,60 : 1; bei Weide, Kastanien, Linde, Erle, Birke, Fichte, Kiefer u. a. = 1,8 : 1. In ein Loch eines mit Wachs eingelassenen Brettchens steckte er einen erwärmten Drath und bestimmte dann die um dieses Centrum sich ausbreitende Schmelzungszone, die eine Ellipse darstellte, deren grosse und kleine Axen durch obige Zahlen repräsentirt sind. Auch nach Tyndall[3]) ist die Richtung der Holzfasern die Axe der grössten Leitungsfähigkeit, senkrecht dazu die der kleinsten. Schübler[4]) machte die Bemerkung, dass die Stämme mit schmalen Jahreslagen den Frost langsamer (in der Querrichtung) eindringen lassen. August de la Rive und Alph. De Candolle[5]) fanden, dass die dichteren Holzarten im ausgetrockneten Zustande die Wärme im Allgemeinen besser leiten, als die leichten; von der stärksten zur schwächsten Leitungsfähigkeit absteigend: Crataegus Aria, Juglans regia, Quercus Robur, Pinus Abies, Populus italica, Quercus Suber.

Alle diese an trockenen Hölzern gemachten Bestimmungen würden wohl im feuchten natürlichen Zustande derselben manche Aenderungen erfahren.

Ueber den Temperaturzustand der Bäume im Verhältnisse zur wechselnden Temperatur der umgebenden Luft und des Bodens liegen zahlreiche Beobachtungen vor, unter denen die von Krutzsch[6]) ohne Zweifel die besten sind. Die Thermometerkugel wurde in die Mitte der beob. Stammtheile und Aeste von Weymouthskiefern und Ahorn eingeführt und das Loch sorgfältig verschlossen; von den gewonnenen Resultaten führe ich folgende an: Die Temperatur kann in allen verschieden dicken Theilen desselben Baums gleichzeitig verschieden sein, und um so mehr je grösser der Unterschied ihrer Durchmesser ist; die Temperatur der verschiedenen Schichten eines Baums ist verschieden und zur selben Zeit kann die Temp. an einer Stelle des Baums im Sinken, an einer anderen im Steigen begriffen sein, in einem Theile fällt und steigt sie langsamer als in einem anderen; in den schwächeren Theilen des Baums ist das Maximum der täglichen Temp. höher, das Minimum niedriger als in den stärkeren; die tägliche Mitteltemperatur ist in den stärkeren Theilen niedriger, als in den schwächeren; »Die Temperatur eines Baumes hängt von der Luft- und Bodentemperatur ab, deren beider gleichzeitiger Einwirkung die der Erdoberfläche näher liegenden Theile des Stammes, so wie die nur in geringer Tiefe unter derselben befindlichen Wurzeln ausgesetzt sind, während die oberen Theile des Stammes von der Lufttemperatur, die tiefer liegenden Wurzeln von der Bodentemperatur allein ihre Wärme erhalten, ohne

1) Wärmeentwickelung Breslau 1830. p. 168.

2) Ueber den Zusammenhang zwischen physik. Eigensch. und der Struktur bei verschiedenen Hölzern im Polytech. Centralblatt v. Schnedermann und Böttcher 1859. Lief. 5.

3) Philosoph. magaz. 1858.

4) Bei Göppert, Wärmeentw. p. 161.

5) Bibl. univers. de Genève T. 39. p. 106 und Pogg. Ann. Bd. 14. p. 590 ff. cit. bei Göppert, Wärmeentw. p. 162.

6) Unters. über die Temp. der Bäume im Vergleich zur Luft- und Bodentemp. in dem Tharander Jahrbuch X. 2. F. III, wo auch die ältere Literatur nachzusehen ist.



dass jedoch eine Grenze gezogen werden kann, bis zu welcher Höhe des Stammes die Einwirkung der Bodentemperatur reicht und bis zu welcher Tiefe die Lufttemperatur Einfluss auf die Wurzel hat.« Im Allgemeinen ist der Baum während des Tages kälter, Abends und und in der Nacht wärmer als die Luft; Morgens ist im Winter der Baum sowohl im Stamme als in den Aesten wärmer als die Luft, im Frühling, Sommer und Herbst dagegen kälter; Mittags ist der Baum, Stamm und Aeste, in allen Jahreszeiten kälter als die Luft, Abends ist in allen Jahreszeiten der Gipfel wärmer als die Luft, während im Sommer und Frühling die der Oberfläche der Erde zunächst befindlichen Theile kälter, im Winter und Herbst wärmer sind. Die Temperatur des Baums sinkt nie bis auf das Minimum der täglichen Temp. der Luft herab, ist aber von demselben umsoweniger entfernt, von je geringerem Durchmesser die einzelnen Theile des Baumes sind, man kann daher wohl annehmen, dass die dünnen Zweige ebenso tief sinken als die Luft; die Temp. des Baums erreicht in den stärkeren Theilen nicht das Maximum der täglichen Lufttemperatur und bleibt hinter demselben umsomehr zurück, je dicker die Theile sind; dagegen können die dünneren Aeste, wenn sie besonnt werden, über das Maximum der Lufttemp. sich erwärmen. In den äusseren Holzschichten ist merkwürdigerweise die tägliche Schwankung kleiner als in den inneren. Im unteren Theile des Stammes haben, wahrscheinlich infolge der Bodentemperatur, die inneren Holzschichten ein niedrigeres Minimum der täglichen Temperatur als die Luft, während die äusseren Holzschichten nicht bis auf das Minimum der täglichen Lufttemperatur herabsinken. Endlich: »Die täglichen und monatlichen Mitteltemperaturen der einzelnen Theile eines Baums weichen sowohl unter einander, als auch von der Luft sehr ab. Nach dem monatlichen Durchschnitt ist im Sommer die mittlere Temperatur des Baums in der Nähe der Erdoberfläche niedriger als die Lufttemperatur, im Gipfel haben die stärkeren Theile eine höhere mittlere Temp. als die Luft, und die schwächeren eine fast gleiche, indem sie um ein Weniges bald höher bald niedriger ist. Die Wurzel und der Boden haben einen gleichen täglichen Temperaturgang, die mittlere monatliche Temp. der Wurzel ist aber immer etwas niedriger als die des Bodens, was im Sommer seinen Grund in der Zuführung von kälterem Saft aus den tieferen Erdschichten hat, im Winter dagegen durch den erkältenden Einfluss des Stammes auf die Wurzel sich erklärt. Vergleicht man den unteren Theil des Stammes und die Aeste eines Baumes, so findet man, dass die Aeste den Tag über, da ihre Temperatur schneller steigt, wärmer als der Stamm sind, Abends der grösste Temperaturunterschied zwischen beiden stattfindet, und dass von da an derselbe abnimmt und in der Nacht in entgegengesetzter Art auftritt. So wie die oberen Theile zu den unteren, so verhalten sich die äusseren Stammschichten zu den inneren. — In der Kiefer sind die Temperaturänderungen der Luft schneller und stärker bemerkbar als in dem Ahorn, man kann schliessen, dass die Wärmeleitung in der Kiefer doppelt so gross als in dem Ahorn ist. — Eine in derselben Richtung unternommene sehr klar gedachte Untersuchung verdankt man Rameaux[1]). Einzelnes führt Becquerel nach Bravais und Thomas aus Skandinavien an[2]); Dove machte die Bemerkung, dass der am Tage durch Strahlung gewonnene Ueberschuss der Pflanzen an Wärme, durch die Ausstrahlung während der Nacht nicht compensirt wird, dass also die Mitteltemperatur der oberirdischen Pflanzentheile höher ist als die der Luft[3]).

Die durch Wärmeschwankungen bewirkten Volumenveränderungen, oder die Ausdehnungen in irgend einer Dimension sind für homogene Theile, z. B. die einzelne Zellhaut noch gar nicht untersucht und selbst die Angaben für in sich ungleichartige Gewebemassen, wie Holz, sind ungenügend[4]). Die einzige in dieser Richtung anzuführende Thatsache ist die Bildung der Frostspalten der Bäume, die wenn nicht immer doch wohl meist

1) Ann. des sc. nat. 1843. T. XIX. p. 5 ff.

2) Wildas Centralblatt 1860. p. 825.

3) Ueber den Zusammenhang der Wärmeveränderungen der Luft mit der Entwickl. der Pfl. 1846.

4) Du Hamel, Fällung der Wälder. I. p. 229 und Meyen II. p. 181.

aus einer Zusammenziehung des Holzes bei tiefem Frost zu erklären ist, welche in tangentialer Richtung einen grösseren Betrag ausmacht als in radialer. Die von Caspary gefundenen Zahlenwerthe die er als »Ausdehnungscoefficienten« des Holzes bei verschiedener Temperatur betrachtet[1], verdienen diesen Namen bestimmt nicht; da er wohl die Temperatur der nächsten Umgebung (für unbestimmte Zeit) nicht aber die des untersuchten Holzes selbst (etwa durch ein eingestecktes Thermometer) beobachtet hat. Der Gegenstand bedarf einer gänzlich neuen Untersuchung durch einen mit physikalischer Bildung versehenen Beobachter.

Bezüglich der Temperaturerniedrigung der Pflanzentheile durch Ausstrahlung sind mir nur Boussingaults Angaben (Landwirthschaft II. p. 400) bekannt, wonach das Gras in heiteren Nächten um 7—8° C. unter die Lufttemperatur sich abkühlt. Eine Wirkung der Wärmestrahlung ist wahrscheinlich die von A. Braun beschriebene Beschädigung der Blätter von Aesculus Hippocastanum, Acer tataricum und platanoides (Monatsber. d. k. Akad. d. Wiss. Berlin 1861, Juliheft).

b. Untere und obere Temperaturgrenze der Vegetationsprocesse.

§ 21. Es könnte scheinen als ob es leicht und einfach wäre, den niedrigsten und höchsten Temperaturgrad, zwischen denen pflanzliches Leben überhaupt noch möglich ist, theoretisch zu bestimmen. Man giebt sich nicht selten der Ansicht hin, dass mit sinkender Temperatur die Lebenserscheinungen, stetig an Energie verlierend, erst dann völlig verlöschen, wenn die Säfte zu Eis erstarren, dass anderseits mit steigender Temperatur endlich ein Grad derselben erreicht wird, wo die Eiweissstoffe, die keiner Pflanzenzelle fehlen, gerinnen und so ihre Beweglichkeit verlieren. Aber selbst dann, wenn diese theoretische Bestimmungsweise gerechtfertigt wäre, würde sie doch zu bestimmten Zahlen nicht führen, da man weder die Gefrierpuncte noch die Gerinnungstemperaturen so complicirter Lösungsgemenge, wie es die Zellsäfte sind, im Voraus und allgemein angeben kann. Schon die Ueberlegung, dass das Leben der Pflanze, ja der einzelnen Zelle, sich aus sehr verschiedenen chemischen Vorgängen und molecularen Bewegungen zusammensetzt, die gewiss nicht in jene Grenzen eingeschlossen zu sein brauchen, zeigt das Ungenügende jener Annahmen und die Beobachtung lehrt sogleich, dass zahlreiche Lebensvorgänge weit über den Eispunct stillstehen und anderseits die Gerinnungstemperatur des Eiweisses nicht erreichen oder wohl gar noch übersteigen.

Versucht man es, aus dem ungenügenden Beobachtungsmaterial die äussersten bekannten Grenzwerthe der Vegetationstemperatur anzugeben, so scheint es, dass sie in manchen Fällen wirklich bis 0° C. hinabsinken und zuweilen die Gerinnungstemperatur des Hühnereiweisses übersteigen kann. Das sind aber seltene Fälle; die Mehrzahl der Pflanzen beginnt erst dann zu vegetiren, wenn die Temperatur um mehrere Grade über den Eispunct gestiegen ist und die bisher experimentell untersuchten Pflanzen würden bei 50° C. bestimmt nicht mehr fortleben, obwohl sie gelegentlich während kurzer Zeit diese Temperatur ertragen. Man muss hier überhaupt unterscheiden, ob eine Pflanze im Stande ist, bei gewissen extremen Temperaturen noch zu wachsen, zu assimiliren u. s. w. oder ob sie dieselben bloss ohne Beschädigung überdauert. Die nächste und wichtigste Aufgabe der Pflanzenphysiologie ist es aber nicht, diese äussersten Grenz-

1) Botan. Zeitg. 1857. p. 370.



werthe überhaupt zu bestimmen, sondern die einzelnen Vegetationserscheinungen zunächst derselben Pflanzenart in ihre Temperaturgrenzen einzuschliessen und sie mit denen gleichnamiger Erscheinungen anderer Species zu vergleichen, was bisher nur selten geschehen ist. Die wenigen vorliegenden Beobachtungen zeigen, dass die zum Wachsthum der ersten Keimtheile nöthige Temperatur bei verschiedenen Species sehr verschieden ist; es ist nicht unwahrscheinlich, dass die niedrigste Temperatur, bei welcher noch Assimilation stattfindet, bei vielen Pflanzen bedeutend höher liegt als die untere Grenze derjenigen Temperatur, bei welcher die assimilirten Samenstoffe nur zum Wachsthum verbraucht werden; wir haben schon (§ 3) gesehen, dass die Bildung des so überaus wichtigen Farbstoffs der Chlorophyllkörner zuweilen eine höhere Temperatur verlangt, als das Wachsthum der Zellen. Manche Pflanzen, welche durch besondere Stoffe charakterisirt sind, leben nur im heissen Klima: »wir kennen (sagt Rochleder[1]) keine Pflanze der gemässigten Zone, die Zimmtsäure, deren Aldehyd oder Alkohol erzeugen könnte. Manche Pflanzenbasen, wie Strychnin, Brucin, Cinchonin, Chinin, Caffeïn, Theobromin u. s. w. sind in keiner Pflanze der kälteren Regionen aufgefunden worden, während andere Substanzen in Pflanzen unter den verschiedensten Himmelsstrichen erzeugt werden ohne eben allgemeine Bestandtheile des Pflanzenreichs zu sein u. s. w.« »Es ist gewiss, dass eine Pflanze in einem Klima nicht leben kann, in welchem ein oder der andere Stoff nicht gebildet werden kann, der zu ihrer Existenz unumgänglich nöthig ist, weil der ihn erzeugende chemische Process bei der Temperatur nicht stattfindet, die dort herrscht.« Es handelt sich aber nicht allein um die Erzeugung der Stoffe, sondern auch um verschiedene, von den Molecularkräften abhängige Functionen der Pflanze; die Aufsaugung des Wassers durch die Wurzeln wird durch die Temperatur mitbedingt und in einzelnen Fällen, wie bei dem Tabak und Kürbis, hört diese unentbehrliche Function auf, wenn die Temperatur der Wurzeln unter 5° C. hinabsinkt oder ihre Ausgiebigkeit wird wenigstens ungenügend. Ebenso hängt die Transpiration von der Temperatur ab und wenn sie auch durch das Sinken derselben kaum jemals bis auf einen ungenügenden Grad reducirt wird, so kann sie dagegen durch Steigerung der Wärme im Uebermaass stattfinden und die Existenz der Pflanze gefährden. Dem Auge unmittelbar zugänglich sind die Effecte, welche bestimmte Temperaturen auf die Bewegungen mancher Blätter (Mimosa) und des strömenden Protoplasmas ausüben; ob diese Erscheinungen in dieselben oder andere Temperaturgrenzen eingeschlossen sind, wie die Assimilation, das Wachsthum der Zellen u. s. w. ist unbekannt.

Aus dem Allen ist nun der Schluss zu ziehen, dass jede einzelne Pflanze nicht bloss eine untere und obere Temperaturgrenze hat, sondern jede ihrer Functionen liegt zwischen bestimmten und verschiedenen niedrigsten und höchsten Temperaturen[2]) und eine Pflanze wird im Allgemeinen nur dann ihren ganzen Entwickelungscyclus vollenden, wenn die Temperatur ihrer Umgebung um mehrere Grade höher als die niedrigste specifische Temperaturgrenze und nied-

---

1) Chemie und Physiol. d. Pfl. 1858. p. 145.

2) Diese Verschiedenheit ist immer zunächst als der wahrscheinlichere Fall vorauszusetzen, bis die Beobachtung vielleicht übereinstimmende Temperaturgrenzen für verschiedene Vegetationsvorgänge ergiebt.

riger als die höchste ist. Es ist aber nicht unwahrscheinlich, dass es für jede Pflanze einen gewissen zwischen ihren Temperaturgrenzen liegenden Temperaturgrad giebt, der geeignet ist, alle ihre Functionen zu unterhalten.

Wenn, wie angegeben wird, Pflanzen unter dem Schnee wachsen, so darf man annehmen, dass ihre Säfte dabei auf ungefähr 0° C. abgekühlt sind. Du Hamel[1]) sagt vorsichtig »les petits Hellebores noirs, les Ornithogalum, les Pervenches, les Epatiques, les Paquettes se disposent à fleurir sous la neige«; bestimmter ist die Angabe von Lortet[2]), dass Soldanella alpina unter dem Schnee blüht und eine Höhlung um sich bildet. Diese Fälle betreffen also das blosse Wachsthum auf Kosten der assimilirten Reservestoffe, von Assimilation unter dem Schnee könnte ohnehin keine Rede sein. Nach Hochstetter[3]) sollen sich Protococcus nivalis, Giges sanguineus und Disceraea nivalis, welche den »rothen Schnee« bilden, stets einige Linien unter der Oberfläche des Firns befinden; ist es gewiss, dass sie dabei wachsen und sich vermehren und an Masse zunehmen? Bernstein[4]) giebt sogar an, ein Pilz (Microstoma hiemale) wachse aus gefrorener Erde hervor.

Die Literatur über die höchsten Vegetationstemperaturen ist zwar reicher aber bei der Unbestimmtheit der Angaben zum grössten Theil unbrauchbar[5]). Nach Ehrenberg sollen auf Ischia in heissen Quellen grüne und braune Filze mit lebenden Eunotien und Oscillatorien bei 81—85° C. sich finden; nach Lauder-Lindsay in den Quellen von Laugarness auf Island sogar Conferven in einem Wasser wachsen, welches Eier in 4—5 Minuten gar macht. Für den Carlsbader Sprudel giebt Cohn 54—44° C. als die höchsten Temperaturen an, wo Leptothrix lamellosa, und 44—31° C., wo Oscillatorien und Mastichocladen vorkommen; aber nach Regel soll dort selbst in Wasser von 40° C. noch keine Vegetation zu sehen sein.

Ich habe unter Beachtung der nöthigen Vorsichtsmaassregeln die unteren und oberen Temperaturgrenzen der Keimung einiger Mono- und Dicotylen zu bestimmen gesucht[6]); als Minimum fand ich für Gerste und Weizen 5° C. (nach neueren Beobachtungen eines meiner Schüler liegt es noch tiefer), für Phaseolus multiflorus und Zea Mais 9,4° C., für Cucurbita Pepo 13,7° C.; bei Trifolium pratense, Medicago sativa, Ervum Lens, Raphanus sativus, Brassica Napus und Rapa liegt das Keimungsminimum wahrscheinlich unter 5° C., für Tropaeolum majus und Helianthus annuus wohl über 6° C. Diese Minima gelten jedoch nur für die Entwickelung der ersten Keimtheile auf Kosten der assimilirten Samenstoffe; wenn diese, nach vollendeter Keimung aufgebraucht sind, so bedarf es dann zur Assimilation unter Einfluss des Lichts wahrscheinlich immer höherer Wärmegrade; bei Zea Mais und Mimosa pudica scheint die Assimilation erst oberhalb 15° C. anzufangen, da sie, nach Aufzehrung der Reservestoffe, unterhalb 15° C. nicht weiter wachsen; doch würden hier Gewichtsbestimmungen über Zunahme der organischen Substanz bei bestimmten Temperaturen erst zum Ziele führen.

Die höchsten von mir beobachteten Keimungstemperaturen sind folgende: Zea Mais, Phaseolus multifl., Cucurbita Pepo keimten binnen 48 Stunden bei einer mittleren Bodentemperatur von 42° C., wobei ein Maximum von 46,2° C. für einige Stunden eintrat; Weizen keimte bei einer Mitteltemperatur von 38,2° C., als das Maximum nicht über 43° C. stieg; für Gerste lag das Maximum zwischen 36 und 37,5° C.; Erbsen keimten noch bei 38,2° C.,

1) Physique des arbres II, 279.
2) Bot. Zeitg. 1852. p. 648.
3) Neuseeland p. 342.
4) Verh. der Leopoldina 15. Bd. II. p. 650.
5) Eine kritische Darstellung habe ich in meiner Abhandlung »Ueber die obere Temperaturgrenze des Weizens« in Flora 1864. Nr. 1 gegeben.
6) J. Sachs, Physiol. Unters. über die Abhängigkeit der Keimung von der Temp., in Jahrbücher für wiss. Bot. II, 365; die dort genannten Reaumurgrade sind hier in centesimale umgerechnet.

als das Maximum gelegentlich auf 42,5° C. stieg. Ob diese Pflanzen bei denselben hohen Temperaturen auch assimiliren und andere Functionen verrichten würden, ist fraglich und unbekannt. (Welche Vorsichtsmaassregeln bei der Bestimmung der Temperaturgrenzen der Keimung zu nehmen sind, habe ich in meiner citirten Abhandlung auseinandergesetzt; die Bestimmung derselben aus Mitteltemperaturen, wie sie aus den starken Schwankungen im Freien sich berechnen, führt hier zu groben Irrthümern).

Die niedrigste Temperatur, bei welcher Phaseolus multifl. und Zea Mais noch ihre Chlorophyllkörner ergrünen lassen (am Licht), liegt bestimmt oberhalb 6° C. und wahrscheinlich unterhalb 15° C.; bei Brassica Napus und Sinapis alba bestimmt unterhalb 6° C., bei Pinus Pinea und canadensis zwischen 11° und 7° C. Die höchstmögliche Temperatur, welche das Ergrünen bewirkt, liegt für Phaseolus multifl. und Zea Mais bestimmt oberhalb 33° C., für Allium Cepa oberhalb 36° C., für Cucurbita Pepo oberhalb 33° C. [1]).

Die Sauerstoffabscheidung in den grünen Organen im Lichte beginnt nach Cloëz und Gratiolet [2]) bei Potamogeton erst dann, wenn die Temperatur des Wassers auf 15° C. gestiegen ist; bei abnehmender Temperatur höre sie erst mit 10° C. auf; bei vielen im Winter, Herbst und Frühjahr vegetirenden Moosen und Flechten dürfte diese Temperaturgrenze viel tiefer liegen. Ich beobachtete bei Vallisneria spiralis bei diffusem Lichte noch lebhafte Gasblasenbildung im Wasser von 17,5° C., ziemlich schwache bei 8°, keine bei 6° C.

Die Beweglichkeit der Mimosenblätter [3]) im phototonischen Zustand hört auf, wenn die Temperatur auf längere Zeit unter 15° C. hinabsinkt (Kältestarre); bei Hedysarum gyrans beginnt die periodische Schwingung der Seitenblättchen nach Kebsch erst dann, wenn die Lufttemperatur über 22° C. steigt. Steigt im ersten Falle die Temperatur, so beginnt die Beweglichkeit wieder. Die obere Temperaturgrenze für die Reizbarkeit der Mimosenblätter hängt von der Dauer der Erwärmung ab; in Luft von 40° C. werden sie binnen 1 Stunde, in solcher von 45° C. in ½ Stunde, in solcher von 49—50° C. binnen wenig Minuten unbeweglich; sinkt dann die Temperatur wieder, so nehmen die Blätter auch eher oder später ihre Beweglichkeit wieder an; dagegen bewirken 52° C. dauernde Unbeweglichkeit und schliesslich den Tod. Ich habe diese Zustände, welche unter dem Einflusse des Lichts eintreten, als vorübergehende Kältestarre und Wärmestarre bezeichnet; den beweglichen Zustand innerhalb jener Grenzen kann man entsprechend als Thermotonus bezeichnen.

Die Strömung des Protoplasmas [4]) von Nitella syncarpa hört nach Nägeli erst dann auf, wenn die Temp. des umgebenden Wassers auf 0°C.; in den Haaren von Cucurbita Pepo nach meiner Beobachtung, wenn die umgebende Luft nur auf 10—11° C. sinkt; im Wasser von 46—47° C. steht die Strömung desselben binnen 2 Minuten, in solchem von 47—48° C. in 1 Minute still, um bei abnehmender Temperatur wiederzukehren. In Luft können die Haare von Cucurbita Pepo und Solanum Lycopersicum 10 Minuten lang auf 49—50,5° C. erwärmt werden, ohne die Bewegung des Protoplasmas zum Stillstand zu bringen; die Strömung in den Haaren der Filamente von Tradescantia hört in Luft von 49° C. binnen 3 Minuten auf, um bei gesunkener Temperatur wieder einzutreten. Diese Angaben sollten zunächst nur zeigen, dass auch die molecularen Vorgänge, welche die Bewegung des Protoplasmas bewirken, in specifisch bestimmte Temperaturgrenzen eingeschlossen sind; Näheres darüber in den §§ über die Bewegungen des Protoplasma. — Auch die Wasseraufsaugung durch die Wurzeln hängt von der Temperatur ab und wird, wenn diese zu niedrig ist, ungenügend, um den Transpirationsverlust der Blätter zu decken. So fand ich, dass die Wurzeln von Tabak und Kürbis (Bot. Zeitg. 1860. p. 124) aus einem feuchten Boden von + 3° bis + 5° C. nicht mehr so viel Wasser aufnehmen, um den Verdunstungsverlust zu ersetzen; Erwärmung des Bodens auf 12—18° C. genügte, um ihre Thätigkeit hinreichend

---

1) J. Sachs, Ueber den Einfl. der Temp. auf d. Ergrünen der Blätter, in Flora 1864. Nr. 32.
2) Flora 1851. p. 750.
3) J. Sachs, Die vorübergehenden Starrezustände u. s. w. in Flora 1863. p. 451 ff.
4) J. Sachs, Ueber die obere Temperaturgrenze der Vegetation, in Flora 1864. Nr. 3 u. 5.



zu steigern. Die Wurzeln von Brassica Napus und oleracea dagegen scheinen selbst bei 0° C. noch Wassermengen aufzusaugen, die einen mässigen Transpirationsverlust decken.

c. Beschädigung der Pflanzen durch Abkühlung unter die untere, und durch Erwärmung über die obere Temperaturgrenze.

§ 22. Wenn bei einer bestimmten niederen Temperatur sämmtliche Lebensbewegungen in einer Pflanze erlöschen, so ist damit noch nicht, wenigstens nicht immer, ein Grund zu irgend einer Beschädigung derselben gegeben; sie kann vielmehr längere Zeit in dem Zustande von Unthätigkeit verharren, um bei zunehmender Wärme ihre inneren Bewegungen wieder aufzunehmen, wenn nicht durch secundäre Einflüsse unterdessen eine Beschädigung oder der Tod eingetreten ist. Um unmittelbar schädlich zu werden, muss die Temperatur noch um einige oder viele Grade unter die untere Temperaturgrenze der betreffenden Pflanze hinabsinken, und selbst in diesem Falle sind meist noch besondere Umstände nöthig, um die Beschädigung der Organisation zu bewirken. Aehnlich aber zugleich verschieden gestalten sich die Dinge in der Nähe der oberen Temperaturgrenze. Die vorübergehende Wärmestarre der reizbaren Blätter und des Protoplasmas, welche bei Temperaturen von 45—50° C. eintritt, zeigt, dass auch die zu hohe Steigerung der Wärmebewegungen in der Pflanze bestimmte Functionen sistirt, nach den vorliegenden Beobachtungen scheint es aber, als ob jede Ueberschreitung dieser Temperaturgrade auch schon den Tod bewirkte; es scheint, dass die allzugrosse Heftigkeit der Wärmeschwingungen der Molecüle den organischen Molecularbau gradezu zertrümmert, indem die ihn zusammenhaltenden Kräfte überwunden werden.

§ 23. Erfrieren. Zahlreiche Pflanzen, besonders der gemässigten und kalten Zonen, deren niedrigste Keimungs- und Vegetationstemperaturen noch mehrere Grade über dem Eispunct liegen, können derart gefrieren, dass alle ihre Säfte zu Eis erstarren, ohne dass sie nach dem Aufthauen die geringste Beschädigung oder Störung ihrer Functionen erlitten hätten; sie wachsen bei günstiger Temperatur in gewohnter Weise fort. Dieselben Pflanzen können aber auch nach dem Aufthauen ihrer gefroren gewesenen Säfte eine tiefgreifende Veränderung ihrer Organisation erlitten haben, welche sie oder die betroffenen Organe tödtet; eine der Ursachen, welche diese entgegengesetzten Erfolge bedingen, ist die Geschwindigkeit des Aufthauens; ein sehr langsamer Uebergang der gefrorenen Säfte in den flüssigen Zustand kann jede Beschädigung vermeiden, ein rasches Schmelzen aber mit so heftigen Erschütterungen des molecularen Baues der Zelltheile verbunden sein, dass dieser dadurch zertrümmert wird. Diese verschiedenen Erfolge machen sich aber mehr oder minder entschieden geltend je nach der Pflanzenart, je nach dem Entwickelungszustande des Organs und zumal nach seinem Wassergehalt. Es ist ferner wahrscheinlich, dass manche Pflanzen oder Pflanzentheile, wenn ihre Säfte zu Eis erstarren oder selbst dann, wenn sie nur auf niedere Temperaturen über 0° C. abkühlen, zu Grunde gehen. Im Gegensatz dazu scheinen viele Moose und Flechten (Pilze?) nicht nur starke Fröste, sondern auch rasche und häufige Uebergänge vom vereisten zum flüssigen Zustand ihrer Zellsäfte ohne jede Beschädigung auszuhalten, wie aus den Vorkommnissen in der freien Natur geschlossen werden darf. — Gewisse Theile, welche sich durch Armuth an Wasser auszeichnen und von Natur dazu bestimmt

sind, den Winter zu überdauern, sind auch bei sonst empfindlichen Pflanzen gegen das Gefrieren und Aufthauen ihrer Säfte ziemlich oder ganz unempfindlich. So z. B. viele Samen, die Winterknospen der Bäume und Sträucher, die lebende Rinde ihrer jüngeren Zweige u. s. w.

Die früher allgemein gehegte, obwohl nicht auf Beobachtung beruhende Ansicht, dass das Gefrieren der Säfte die Zellen zerreisse, etwa wie das gefrierende Wasser eine Flasche durch seine Volumenzunahme zersprengt, und dass darin die Ursache der Tödtung durch das Erfrieren liege, ist schon wegen der Dehnbarkeit der Zellwände unwahrscheinlich und wird vollständig durch die unzweifelhafte Thatsache widerlegt, dass dieselbe Pflanze innerlich vollkommen vereisen kann, ohne nach dem Aufthauen eine Beschädigung zu zeigen, während sie ein ander Mal nach dem Aufthauen getödtet (erfroren) ist; da nun aber die erstarrenden Zellsäfte in beiden Fällen ihr Volumen erweitern, so ist nicht einzusehen, warum in dem einen Falle die Zellhäute zerrissen werden sollten, im anderen nicht. Zudem zeigen die Versuche, dass es in solchen Fällen nur auf die Art des Aufthauens ankommt und dass die erfrorenen Zellen noch endosmotische Wirkungen zeigen, die nicht eintreten könnten, wenn sie Risse oder Spalten erhalten hätten. Das Erfrieren der Zellen (Tödtung durch Gefrieren und Aufthauen) kennzeichnet sich vielmehr durch eine tiefgreifende Veränderung des Protoplasmas und der früheren endosmotischen Eigenschaften; die saftigen Zellen verlieren die Fähigkeit zu strotzen, d. h. die Zellwandung (Protoplasmaüberzug und Zellhaut) widersteht nicht mehr dem Drucke des Zellsafts, sie lässt diesen selbst bei geringer Pression durchfiltriren; daher erfüllen sich die Intercellularräume mit Säften, das Gewebe wird somit durchscheinend, und lässt bei geringem Drucke den Saft ausströmen; die theilweise Entleerung der Zellen macht diese schlaff, das erfrorene Organ verliert seinen Turgor, wird weich und schlaff. Die Vermischung der nun nicht mehr getrennten Säfte verschiedener Zellen, das Eindringen der Luft bewirkt rasche Zersetzungen unter Farbenveränderung: die nicht mehr resistenten Zellenwandungen setzen der Verdunstung keine Hindernisse mehr entgegen und das erfrorene Gewebe vertrocknet schnell[1]).

Die Angaben über das Erfrieren der Pflanzen bei Temperaturen oberhalb des Eispunctes sind nicht frei von dem Zweifel, dass möglicherweise durch Ausstrahlung eine Abkühlung bis unter 0° C. stattgefunden habe, als das Thermometer in der Luft + 1 bis + 5° C. zeigte; auch wurden wie es scheint nur gewöhnliche Thermometer abgelesen, während man sich durch ein Minimumthermometer die Gewissheit hätte verschaffen müssen, dass nicht etwa zwischen den Beobachtungszeiten die Lufttemperatur selbst unter 0° C. hinabgesunken sei. Nach Bierkander[2]) sollen Cucumis sativus und Melo, Cucurbita Pepo, Impatiens Balsamina, Mirabilis longiflora, Ocymum basilicum, Portulacca oleracea und Solanum tuberosum bei 1° bis 2° Lufttemperatur erfroren sein; Göppert[3]) brachte tropische Pflanzen sehr verschiedener Structur an einen vor Wind geschützten Ort in Luft von 1°; vom 9. bis zum 14. December soll sie sich niemals unter 0° abgekühlt und nie über 3° sich erwärmt haben; schon am 10. früh zeigten sich bei Heliotropium peruvianum, Gloxinia maculata u. a. schwarze Flecken in der Blattsubstanz, die Blätter rollten sich zusammen und fielen nach 2 Tagen ab; die festeren Blätter von Bixa Orellana, Cassia emarginata, Coffea arabica u. a.

1) Göppert, Wärmeentw. p. 12. — H. v. Mohl, in Bot. Ztg. 1847. p. 321. u. Nägeli, Bot. Mittheilungen, in Sitzungsber. k. bayr. Akad. München. p. 28.

2) Göppert, Wärmeentw. p. 124.

3) Ebenda. p. 42.



zeigten die Flechten erst am 11. und 12., bei Ficus nitida, Borassus flabelliformis u. a., zeigten sie sich erst am 14. und in geringerem Grade; Polypodium aureum und 6 Cactusarten litten gar nicht. Die Annahme einer durch Strahlung bewirkten Abkühlung scheint dagegen bei den Mittheilungen Hardy's wegzufallen, da man die Pflanzen durch Schilfdecken zu schützen suchte[1]; man hatte 56 tropische Pflanzen, meist erst ein Jahr alte, ins freie Land gesetzt; bei + 5° (C. ?) starben Hymenaea curbaril, Bauhinia anatomica, Desmodium umbellatum u. a.; bei + 3° Acacia stipularis, Bixa Orellana, Bombax malabarica u. a., bis + 1° blieben lebend Tamarindus indica, Acacia nilotica, Sapindus saponaria u. a.

Tödtung durch Erstarrung der Säfte zu Eis und folgendes Aufthauen[2]. Die Volumenzunahme des Wassers bei seinem Uebergang in Eis erfordert, wie Nägeli (Sitzungsber. der k. bayr. Akad. d. Wiss. zu München 1861: Botan. Mitth. p. 59) zeigte, eine Flächenzunahme der Zellhaut von $^1/_{17}$, die man den Zellhäuten gewiss zugestehen darf, zumal dann, wenn die Zellen vor dem Gefrieren nicht bis zum Maximum mit Saft erfüllt sind, was unter normalen Verhältnissen kaum vorkommen dürfte. Nägeli hebt mit Recht hervor, dass die blosse Unsichtbarkeit der etwaigen durch Frost bewirkten Risse in der Zellhaut, noch keinen vollgiltigen Beweis für ihre Nichtexistenz liefert, dass dagegen die endosmotische Füllung und Entleerung erfrorener Zellen diesen Beweis herstellt; er beobachtete diess an den erfrorenen Zellen von Spirogyra orthospira; nach dem Aufthauen war der Primordialschlauch zusammengefallen, der Inhalt hatte seine regelmässige Anordnung verloren, die Zelle ihren Turgor eingebüsst, indem sie einen Theil ihres Saftes hatte austreten lassen. In Glycerin liegend wurden sie durch Exosmose entleert und zusammengedrückt, was bei dem Vorhandensein von Rissen nicht hätte eintreten können. Den sichersten und entschiedensten Beweis gegen die frühere Theorie, wonach der Tod durch das Zerreissen der Zellen verursacht werde, liegt aber gewiss in der oben geltend gemachten Thatsache, dass derselbe Pflanzentheil unter sonst ganz gleichen Umständen einmal gefrieren und aufthauen kann, ohne irgend eine Beschädigung erfahren zu haben, ein ander Mal aber, wenn das Aufthauen zu schnell stattfindet, desorganisirt wird; wäre die Zerreissung durch Volumenzunahme der zu Eis erstarrenden Säfte die Ursache der Desorganisation, so müsste jeder, einmal gefrorene Pflanzentheil unwiederbringlich verloren sein. Dass diess aber nicht der Fall ist, beweisen alle perennirenden Pflanzen der Länder mit kaltem und anhaltendem Winter. In Sibirien, Skandinavien, Grönland, Labrador u. s. w., wo die Säfte aller perennirenden Pflanzen jährlich monatelang gefroren sind, würden nach jener Theorie die Zellen sämmtlich zerreissen müssen und es würde daselbst gar keine überwinternden Pflanzen geben können[3]. Die Beobachtung, dass viele unserer Pflanzen im Spätherbst nach kalten Nächten glashart gefroren sind und nach dem Aufthauen unverändert fortleben, kann jeder leicht selbst machen (z. B. an Brassica oleracea und Napus, Dipsacus Fullonum, Mercurialis annua u. s. w.). Eingehende Beobachtungen hierüber haben Schübler und Göppert (Wärmeentw. p. 153 ff.) gemacht. Hierher gehört auch die Angabe Charpentier's[4], wonach Trifolium alpinum, caespitosum, Geum montanum, Cerastium latifolium vier Jahre lang von einem Gletscher bedeckt, nach dem Abschmelzen desselben fortlebten. Dass Rosenstöcke bei — 8° C., Pinus taeda bei — 11° C., Ailanthus bei — 16° C. stundenlang gefroren sein und nach dem Aufthauen fortleben können, wurde von Leconte gezeigt und richtig gedeutet (Bibliothèque universelle de Genève 1852).

Schon Du Hamel wusste, dass rasches Aufthauen den gefrorenen Pflanzen schadet[5].

---

1) Botan. Zeitg. 1854. p. 202.

2) Eine zusammenhängende Darstellung nebst kritischen Literaturangaben habe ich in der Zeitschrift »Die landwirthschaftlichen Versuchsstationen« II. Bd. p. 167 gegeben.

3) Es ist selbstredend überflüssig, hier nochmals die abgethane Meinung zu widerlegen, als ob lebende Pflanzen überhaupt nicht gefrieren, d. h. ihre Säfte nicht erstarren könnten, bevor die Zellen nicht getödtet sind.

4) Botan. Zeitg. 1843. p. 13.

5) Phys. des arbres. II. p. 351.

Sein Uebersetzer Schöllenbach bemerkt dazu (p. 277. II. der Uebersetzung), wenn es in Frühjahrsnächten stark gefroren habe, so lasse er die Pflanzen im gefrorenen Zustand mit kaltem Wasser begiessen, dieses gefriere an ihnen, überziehe sie mit einer Eiskruste und sie würden eben dadurch (offenbar durch das nun verlangsamte Aufthauen) vor dem Verderben gerettet[1]). Um hart gefrorene Rüben, Krautköpfe u. s. w. vor dem Erfrieren zu schützen, wirft man sie in möglichst kaltes Wasser oder häuft sie so zusammen, dass sie vermöge der vergrösserten Masse nur langsam aufthauen können. Wurzeln und andere unterirdische Pflanzentheile, die sammt dem umgebenden Boden gefrieren und sammt diesem aufthauen, erfrieren selten; im gefrorenen Zustand ausgenommen und in eine wärmere Luft gebracht tritt ihre Desorganisation ein. Pflanzen, welche bei den ersten Nachtfrösten im Herbste sich mit dicken Lagen von Reif überziehen, pflegen nicht zu erfrieren, weil der auf ihnen schmelzende Reif das Aufthauen der Zellen verlangsamt. Meine Versuche[2]) mit Stücken von Runkelrüben, Kürbisfrucht, Blättern von ersterer, Raps, Kohl, Phaseolus, Faba, führen zu demselben Resultat; bei 4—6° Kälte gefroren und in Luft von 2—3° oder in Wasser von 6—10° aufgethaut, erfrieren sie, d. h. sie werden im Momente des Aufthauens in angegebener Art getödtet; legt man sie dagegen in gefrorenem Zustande in Wasser von 0°, so überziehen sie sich mit einer Eiskruste, und findet dann das Aufthauen in einer Umgebung von 0—3° statt, so bleibt das Gewebe frisch und behält seine normale Beschaffenheit; auf diese Art gelang es sogar, die höchst empfindlichen Tabakblätter aus dem gefrorenen Zustande wieder lebend hervorgehen zu lassen. Bei den Stücken von Kürbisfrucht und Runkelrübe gelingt es besser, wenn man sie in einer grösseren Wassermasse sammt dieser zu einem Eisklumpen erstarren und dann sehr langsam aufthauen lässt. Wenn man an Pflanzen im Freien (Tabak, Vicia Faba) die vereisten Blätter mit dem warmen Finger leise berührt, bis die Stelle aufthaut, so ist dieselbe desorganisirt, die später in kalter Luft aufthauenden Theile bleiben gesund. Die durch das Erfrieren hervorgebrachten Veränderungen der Zellen scheinen in erster Linie auf einer mit dem Tode des Protoplasmas verbundenen Aenderung desselben zu beruhen (s. oben Nägeli), insofern der getödtete Primordialschlauch, wie Nägeli zuerst gezeigt hat, die Resistenz gegen den Aus- und Eintritt gewisser Stoffe (durch Diosmose) verliert; der lebende Primordialschlauch gestattet den im Zellsaft enthaltenen Farbstoffen keinen Durchtritt, ebenso lässt er solche von aussen her nicht ein, überhaupt nimmt das lebende Protoplasma keine in Wasser gelöste Farbstoffe in sich auf[3]), worauf ich später noch ausführlicher zurückkomme. Die von mir an Gewebemassen im frischen und erfrorenen Zustande gemachten Beobachtungen lassen sich aus diesen Veränderungen erklären, doch ist es keineswegs ausgemacht, dass die Zellstoffhaut ihre innere Structur bewahre, sie kann innere moleculare Aenderungen erfahren, die nur bei unseren rohen Untersuchungsmitteln nicht wahrzunehmen sind. In meiner zuletzt citirten Arbeit zeigte ich, dass die Leitzellen der Gefässbündel in der Kürbisfrucht einen stark alkalischen Saft enthalten, der sich mit dem sauren Safte des Parenchyms nicht durch Diffusion vermischt[4]); nach dem Erfrieren aber tritt die Vermischung sofort ein, die alkalische Reaction wird durch die überwiegende Säure des Parenchyms verdeckt. Legt man Stücke frischer Runkelrüben mit rothem Zellsaft, nachdem man die Schnittflächen abgewaschen hat, in Wasser von 0—25°, so tritt kein Farbstoff aus, das Wasser bleibt ungefärbt, selbst 2—3 Tage lang; lässt man aber dieselben Gewebestücke gefrieren und wirft sie in Wasser von ungefähr 10° und mehr, so thauen sie rasch auf, werden getödtet, sie entlassen dabei ihren rothen Saft, der in dicken Wolken im Wasser sich ausbreitet. Lässt man Stücke frischer Runkel- und Kohlrüben längere Zeit in kaltem

1) Vergl. auch Thouin's Angaben bei Göppert, Wärmeentw. p. 229.

2) J. Sachs, Krystallbildungen bei dem Gefrieren und Veränderung der Zellhäute bei dem Aufthauen saftiger Pflanzenzellen in Ber. d. k. sächs. Ges. d. Wissensch. 1860.

3) Nägeli, Pflanzenphysiol. Untersuchungen. I. p. 5—7.

4) Allgemeineres über dieses Verhalten in meiner Arbeit »Ueber saure, alkalische und neutrale Reaction der Säfte lebender Pflanzenzellen« in Bot. Zeitg. 1862. p. 257.

Wasser liegen, bis ihre Zellen das Maximum davon aufgenommen haben und stark turgesciren, lässt man sie sodann gefrieren, wiegt sie und legt sie in Wasser von 30⁰ C., wo sie durch rasches Aufthauen getödtet werden, so zeigt nun eine neue Wägung, dass sie mehrere Procente ihres Gewichts verloren haben; der Saft der im Leben gespannten Zellen tritt bei dem raschen Aufthauen aus, indem die Zellwandungen ihre Resistenz verlieren, sie werden filtrationsfähig. Bezeichnet man als Filtrationswiderstand die Fähigkeit einer Haut, einer auf sie drückenden Flüssigkeit den Weg zu sperren, so kann man also sagen, durch das Erfrieren wird der Filtrationswiderstand der Zellwandungen vermindert, oder ihre Filtrationsfähigkeit wird erhöht, sie lassen ihren unter Spannung stehenden Saft durchtreten, daher der Gewichtsverlust bei dem genannten Verfahren. Daraus erklärt sich einfach das Schlaffwerden erfrorener Gewebe, die Erfüllung der Intercellularräume mit Saft und die Fähigkeit bei leichtem Drucke den Saft stromweise austreten zu lassen (Kartoffeln, Rüben, Blätter u.s.w.). Die Verminderung des Filtrationswiderstandes kann möglicherweise darin begründet sein, dass die molecularen (unsichtbaren) Poren der Wandung (Schlauch sammt Zellhaut) sich vergrössern und dann wird die Veränderung der diosmotischen Eigenschaften leicht begreiflich. Ausser für den Farbstoff habe ich diese Aenderung für die Diffusion der Salze studirt; die an den genannten Gewebestücken ausgeführten Versuche beweisen, dass die erfrorenen Zellen aus einer sie umgebenden Kochsalzlösung weit mehr Kochsalz aufnehmen als im lebenden Zustand. Diese erhöhte Permeabilität der Zellwandungen für gelöste Stoffe tritt besonders augenfällig in folgendem Versuche hervor: ich legte gleich grosse und gleich geformte Stücke frischer und erfrorener weisser Rüben in eine Lösung von Purpurschwefelsäure; nach 24 Stunden war der Farbstoff in die erfrorenen Gewebe tief eingedrungen, in die frischen wenig oder gar nicht.

Den Schlüssel zur Erklärung der Erscheinungen, welche erfrorene Zellen darbieten, liefert das Verhalten von Stärkekleister und Eiweiss, wenn dieselben nach dem Gefrieren aufthauen. Lässt man einen homogenen Stärkekleister gefrieren, so ist er nach dem Aufthauen, wie längst bekannt, kein Kleister mehr, er hat sich in eine grobporige schwammige Masse verwandelt, aus welcher man das Wasser strömend ausdrücken kann. Lässt man Hühnereiweiss, wie es aus dem Ei kommt, in einem Gefäss durch Hitze gerinnen, so bildet es eine trocken anzufühlende homogene Masse; lässt man es darauf gefrieren und aufthauen, so stellt es ebenfalls eine grobporige schwammige Substanz dar, aus welcher man mit leichtem Druck Wasser ausdrücken kann; auf einem Filter aufthauend läuft das frei gewordene Wasser von selbst aus. Aus dem aufgethauten geronnenen Eiweiss zweier Hühnereier konnte ich mit der Hand ungefähr 15 CC. Wasser ausdrücken, welches zum Kochen erhitzt, keine Gerinnsel zeigte. In dem Stärkekleister sowohl, wie in dem geronnenen Eiweiss sind nun offenbar die Substanzmolecüle mit denen des Wassers nach einer bestimmten Regel zusammengelagert und die Anziehungen der Substanz- und Wassermolecüle stehen in einem gewissen Gleichgewicht. Durch das Gefrieren und Aufthauen tritt aber ein neuer Gleichgewichtszustand ein; die Substanzatome (Eiweiss oder Stärke) ziehen sich unter einander stärker an und bilden so ein bloss aus Eiweiss oder bloss aus Stärke bestehendes Netzwerk, in dessen Maschen das frei gewordene Wasser abgeschieden wird. Nichts hindert uns, die so gewonnene Anschauung auf die Zelle zu übertragen; die Zellhaut besteht aus Zellstoffmolecülen und Wasser, die in einer bestimmten Gleichgewichtslage neben einander liegen; durch das Gefrieren und Aufthauen aber tritt eine stärkere gegenseitige Anziehung der Zellstoffmolecüle ein, sie lassen die mit ihnen vorher verbundenen Wassertheilchen frei; auch in der Zellhaut können die Substanzmolecüle nun ein gröberes Netzwerk bilden, dessen Maschen zwar unsichtbar klein, aber gross genug sind, um einen sehr unbedeutenden Filtrationswiderstand darzubieten; ganz dasselbe lässt sich auf das Protoplasma übertragen. Man darf also annehmen, dass in erfrorenen Zellen die Molecüle des Protoplasmas und der Zellhaut ihre Anziehung zum Wasser verlieren, es tritt eine Trennung der Substanz von diesem ein, ähnlich, wie bei dem Gefrieren von Salzlösungen. Dadurch wird aber der ganze regelmässige moleculare Bau dieser Gebilde zerstört, da das Wasser, welches nach dem Erfrieren

abläuft, vorher zur inneren Organisation der Zellhaut und des Protoplasmas gehörte. Die desorganisirte Zellwandung (sammt Schlauch) hat ihre Dichtigkeit verloren und lässt nun auch den Zellsaft ausfiltriren; man denke sich eine Blase aus Stärkekleister gebildet, auf deren innerer Wandung eine Schicht geronnenen Hühnereiweisses liegt und welche mit Wasser prall angefüllt ist; nach dem Aufthauen der gefrorenen Masse wird die homogene Kleisterschicht sowie die homogene Eiweissschicht grobporig, schwammig, indem ein grosser Theil ihres Wassers austritt, das im Innern der Höhlung enthaltene Wasser wird jetzt durch die filtrationsfähig gewordene Wandung laufen. So gross die Unterschiede auch sonst sein mögen, man kann für den vorliegenden Zweck die Stärkekleisterschicht immerhin mit einer Zellhaut, die Eiweissschicht mit dem Protoplasmaschlauche vergleichen, da sich aus dieser Annahme die Veränderungen erfrorener Zellen vortrefflich erklären. Dass nun die einmal gefrorene Zelle nicht schon getödtet ist, sondern es auf die Geschwindigkeit des Aufthauens ankommt, ob sie weiter lebt, könnte man sich unter jener versinnlichenden Vorstellung ebenfalls zu erklären suchen. Bei dem Gefrieren selbst trennen sich die Wasseratome (des Schlauchs und der Zellhaut) von den Substanzatomen, weil jene durch die Krystallisationskräfte diesen entrissen und in neue Lagen versetzt werden. Erfolgt nun das Aufthauen langsam, so ist denkbar, dass die molecularen Bewegungen langsam genug sind, um die früheren Kräfte wieder in Wirksamkeit treten zu lassen, so dass Substanz- und Wassermolecüle sich wieder in der normalen Weise zusammenlagern: geschieht das Schmelzen der kleinen Eiskrystalle in der Zellhaut und im Protoplasma aber schnell, so entstehen heftige Molecularbewegungen, welche die frühere Anordnung nicht wieder eintreten lassen.

In wieweit nun die hier geltend gemachte Vorstellungsweise den thatsächlichen Verhältnissen in erfrorenen Zellen entspricht, muss durch genaue Untersuchung einzelner Zellen zuerst im frischen und dann im erfrorenen Zustand entschieden werden; gegenwärtig fehlt es an derartigen Beobachtungen, mit Ausnahme der oben erwähnten. — Kühne hat nur die Formveränderungen des erfrorenen Protoplasmas, nicht die Veränderung sonstiger physikalischer Eigenschaften, zumal der diosmotischen, an den Haaren der Filamente von Tradescantia virg. studirt[1]). Staubfadenhaare in einem Wassertropfen auf einem Objectträger eingefroren, zeigten nach dem Aufthauen alles Protoplasma »zerstört, zu krümeligen, geronnenen Klumpen zerfallen, die sich rasch mit dem violetten Farbstoff (des Saftes) imbibirten und keine Neigung hatten, wieder ein Netz von fliessendem Protoplasma zu bilden.« In Luft (?) von 14° C. Kälte 5 Minuten lang abgekühlte Staubfadenhaare zeigten ihre Protoplasmanetze ebenfalls zerstört, die Substanz derselben war in eine grosse Zahl gesonderter runder Tropfen und Klümpchen zerfallen; wenige Secunden später (in der Zimmertemperatur) begann in diesen eine lebhafte Bewegung, die Formveränderung der Amöben nachahmend, doch geschwinder; sie flossen dann zusammen und später stellte sich das Protoplasmanetz aus ihnen wieder her. Kühne konnte nicht entscheiden, ob dieses Zerfallen des Protoplasmas beim Gefrieren oder beim Aufthauen erfolgt. Das nackte Protoplasma der Myxomyceten (Aethalium, Didymium Serpula) behält bei dem Gefrieren seine Form, geht aber nach dem Aufthauen in Fäulniss über (Kühne p. 88).

Für die Einsicht in die Vorgänge bei dem Erfrieren sowohl, wie für die praktischen Folgerungen, welche sich daraus ziehen lassen, ist die Wahrnehmung von Gewicht, dass im Allgemeinen die Gefahr der Tödtung durch das Gefrieren und Aufthauen um so grösser ist, je mehr Wasser die betreffenden Pflanzentheile enthalten. Schon De Candolle[2]) sagte: »la faculté de chaque plante et de chaque partie d'une plante pour résister aux extrêmes de la température est en raison inverse de la quantité d'eau, qu'elle contient.« Lufttrockene Samen scheinen für jeden Grad von Kälte und Temperaturschwankungen um den Gefrierpunct geradezu unempfindlich zu sein, während sie im imbibirten Zustand, wie Göppert[3]) zeigte,

1) W. Kühne, Unters. über das Protoplasma. 1864. p. 101.
2) Physiologie. III. p. 1103.
3) Göppert a. a. O. p. 51 ff. und p. 45 ff.



schon durch geringere Kälte und Aufthauen getödtet werden und diese Empfindlichkeit scheint sich mit dem Beginn der Keimung noch zu steigern. Aehnlich verhalten sich die Winterknospen der Bäume, die den heftigsten Kälten des Winters widerstehen, sobald sie aber anfangen auszutreiben, durch leichte Frühlingsfröste zerstört werden. Die Blätter derselben Pflanze erfrieren häufig nicht so lange sie noch jung sind, während die schon ausgewachsenen zu Grunde gehen, aber auch die ältesten, festeren Blätter sind zuweilen restistenter. Auch das zartere, wasserreiche Gewebe der Wurzeln erfriert, ohne den Schutz des Bodens, leichter als das der oberirdischen Stammtheile; nach H. v. Mohl[1]) erfrieren die Wurzeln von Eschen, Eichen, Buchen, deren oberirdische Theile nur äusserst selten durch Frost getödtet werden, an ausgerodeten Bäumchen in Luft von — 11° bis 13°R., die von Kirsch- und Apfelbäumchen zeigten schon bei — 5°R. Beschädigungen. Der Zustand des Gewebes, den man als krautig zu bezeichnen pflegt, ist dem Erfrieren günstig, während Verholzung dagegen unempfindlich zu machen scheint. Daher können Pflanzen einen harten Winter leichter ertragen, wenn sie vorher einen heissen, sonnigen Sommer genossen haben, der ihre Verholzung befördert[2]). Der zähe Widerstand, den die in Herbst, Winter und Frühling lebhaft vegetirenden Moose und Flechten der Kälte entgegensetzen, beruht auf noch unbekannten Eigenschaften ihres Gewebes; unter den Pilzen sind sowohl feste, lederartige (Lencites, Polypori, Daedaleae etc.) als auch fleischige (Agaricus velutinus, salignus, serotinus) und gallertartige (Tremellineen) im Stande, den Winter von Upsala nach E. Fries zu ertragen[3]), sie finden sich im Januar und Februar noch frisch; viele Pilze, welche bei Eintritt des Winters ihre volle Entwickelung noch nicht erreicht hatten, wie Corticium und gewisse Discomyceten leiden in keiner Weise durch den Frost; Pyrenomyceten sieht man nach Fries bei dem ersten Aufthauen im Frühling fructificiren.

Noch ganz unerklärt ist es, warum viele Pflanzen, welche bei — 10°C. unbeschädigt bleiben, obwohl ihre Säfte vereist sind, bei tieferen Kältegraden (nach dem Aufthauen) getödtet werden; da in beiden Fällen die Säfte zu Eis erstarrt sind, könnte man a priori glauben, es müsse die schädliche Wirkung auch in beiden Fällen dieselbe sein. Die vorliegenden Beobachtungen gestatten noch keinerlei Einsicht in diese Verhältnisse[4]). Ebenso unerklärlich ist es, dass manche Pflanzen ein oder einige Mal gefrieren und aufthauen können ohne getödtet zu werden, dass aber die öftere Wiederholung dieses Wechsels sie endlich doch tödtet, wie an vielen wildwachsenden Pflanzen im Herbste zu beobachten ist und Göppert an Lamium purpureum, Alsine media, Poa annua u. a. experimentell gezeigt hat[5]).

Beschädigungen infolge des Frostes können auch in wesentlich anderer Art, als der oben besprochenen eintreten; so durch Austrocknung der gefrorenen Zweige, durch ungleichmässige Zusammenziehung und Ausdehnung der äusseren und inneren Schichten der Stämme (Frostspalten, Abfallen der Rinde) u. s. w. Da diese Erscheinungen weniger geeignet sind, neue physiologische Anschauungen zu gewähren, so können sie hier übergangen werden; man vergl. Göppert a. a. O. p. 59; Hales, Statical essays I. 369; Du Hamel, Phys. des arbres II. 343; Senebier, Physiol. végét. III. Cap. VIII; P. De Candolle, Physiol. végét. Bd. III. p. 1114 ff.

Die Zusammenziehung, welche krautige Pflanzentheile bei dem Gefrieren ihrer Säfte erfahren und nach dem Aufthauen noch beibehalten und vermehren, dürfte aus der Annahme sich erklären, dass bei dem Gefrieren die Wassermolecüle von den Substanztheilen der Zellhäute u. s. w. sich trennen und daher der Quellungszustand des Gewebes, der auf das Volumen so sehr einwirkt, sich ändert; nach dem Aufthauen erfrorener Organe kommt dann noch die Erschlaffung und theilweise Entleerung hinzu. Diese Zusammenziehungen sind zwar bei

1) Botanische Zeitung 1862 p. 32 ff.
2) Sehr interessante Angaben darüber von H. v. Mohl in Botan. Zeitung 1848. p. 6.
3) Annales des sc. nat. XII. p. 5.
4) Vergl. Göppert a. a. O. p. 131.
5) Göppert a. a. O. p. 62.

weitem nicht so gross, als H. Hoffmann angab (bis 1/8 des Volumens), aber nach meinen Messungen verkürzen sich Blattstiele dabei doch um 1—3 Procent ihrer ursprünglichen Länge [1]).

§ 24. **Beschädigung und Tödtung durch zu hohe Temperatur.** Mit zunehmender Steigerung der Temperatur im Inneren der Pflanze werden die entsprechenden Schwingungen der Massenelemente immer lebhafter, und endlich muss bei einem bestimmten Temperaturgrade diese innere Bewegung eine Intensität erlangen, welche hinreicht, die Molecüle aus ihrer, der Organisation entsprechenden Gleichgewichtslage zu entfernen und so den molecularen Bau der Zellhaut, des Protoplasmas, Kerns u. s. w. zu zerstören, wobei zugleich chemische Umsetzungen eintreten können, welche schon an sich dem lebenden Zustand der Zelle widersprechen. Es handelt sich nun darum, diejenigen Temperaturgrade zu bestimmen, bei denen diese Wirkungen eintreten, und ferner die Natur derartiger Wirkungen näher kennen zu lernen. Selbstredend sind hier zunächst alle secundären Folgen hoher Temperatur, welche ebenfalls schaden und tödten können, von unserer Betrachtung ausgeschlossen, wie z. B. die starke Verdunstung saftiger Organe in trockener, warmer Luft. So wie aber die Geschwindigkeit der Temperaturschwankungen, welche den Eispunct überschreiten, bei den Wirkungen der Kälte eine hervorragende Rolle spielt, so können möglicherweise rasche Schwankungen der Temperatur auch in der Nähe der oberen Grenzwerthe schädlich wirken, während ein bestimmter Temperaturgrad, constant gedacht, der aber innerhalb jener Schwankungen liegt, vielleicht unschädlich sein würde. Ob und in wie weit letzteres geschieht, ist unbekannt, und da bei den bisher gemachten Versuchen über die Veränderungen der Gewebe durch hohe Temperatur, jederzeit heftige Schwankungen mitwirkten, so muss es dahingestellt bleiben, in wie weit die beobachteten Effecte einem bestimmten Temperaturgrad oder der Temperaturschwankung zuzuschreiben sind; und es geschieht nur des bequemeren Ausdrucks wegen, wenn ich im Folgenden ohne Weiteres bestimmte Temperaturgrade als die Ursachen der Erscheinungen bezeichne, ohne auf die grossen meist 20—30° C. umfassenden Schwankungen Rücksicht zu nehmen.

Die Versuche mit Land- und Wasserpflanzen aus den verschiedensten Abtheilungen des Gewächsreichs zeigen, dass ein 10—30 Minuten langes Verweilen in Luft von 51° C. oder wenig mehr die Blätter und krautigen Internodien tödtet, dass dagegen in Wasser eingetauchte Pflanzen derselben Art schon bei 45—46° C. binnen 10 Minuten desorganisirt werden. Es ist ausserdem wahrscheinlich, dass in beiden Fällen Temperaturen, welche um 5—10° C. tiefer liegen schon tödten, wenn ihnen die Pflanzen hinreichend lange unterworfen sind. Auch hier scheint es, als ob die Resistenz gegen die desorganisirende Wirkung der extremen Temperatur um so mehr zunähme, je mehr der Wassergehalt der Zellen abnimmt; die lufttrockenen Samen derselben und anderer Pflanzen, welche bei den genannten Temperaturen in 10—30 Minuten getödtet werden, können selbst eine Stunde lang in Luft von 60—70° C. zubringen ohne ihre Keimkraft zu verlieren, während dieselben Samen mit Wasser imbibirt unter diesen Umständen zu Grunde gehen.

---

1) Sachs, Krystallbild. bei dem Gefrieren u. s. w. in Berichte d. K. Sächs. Ges. d. Wiss. 1860. p. 19.



Wenn ein von Wasser strotzendes Gewebestück oder eine Zelle unter den genannten Bedingungen getödtet worden ist, so sind die eingetretenen Veränderungen, wie ich zuerst gezeigt habe, denen erfrorener Pflanzentheile sehr ähnlich, vielleicht zum grossen Theil identisch mit ihnen. Die sichtbaren Formveränderungen treffen fast ausschliesslich auch hier das Protoplasma, sehr selten die Zellstoffhaut und sind denen erfrorener Zellen ähnlich; ebenso sind die physikalischen Veränderungen, welche auf die Destruction des molecularen Baus hindeuten, denen erfrorener Zellen gleich: die Zellwandungen verlieren ihre Restistenz gegen den Druck des in ihnen enthaltenen Saftes, ihr Filtrationswiderstand nimmt ab, sie lassen den Saft ausfiltriren, dieser erfüllt die Intercellularräume, das Gewebe wird somit durchscheinender; die zum Theil entleerten Zellen erschlaffen und das ganze Organ verliert seinen Turgor; während die lebenden Zellen den Farbstoffen den Ein- und Austritt wehren, lassen die verbrühten sie ungehindert durchtreten; die gelockerten Zellwandungen schützen den Zellsaft nicht mehr gegen die Verdunstung, die verbrühten Gewebe vertrocknen daher, gleich den erfrorenen, sehr schnell und unter Annahme dunkler Farbentöne, welche unter dem Zutritt der Luft durch die Zersetzung der vermischten Zellsäfte sich bilden.

Das über diesen Gegenstand bisher Bekannte habe ich nebst meinen Beobachtungen in der Abhandlung »Ueber die obere Temperaturgrenze der Vegetation« Flora 1864. p. 5 ff. ausführlich zusammengestellt. Um Pflanzen in Luft von bestimmter Temperatur verweilen zu lassen, benutze ich den Apparat Fig. 7. In dem, ungefähr 20 Cm. hohen, aus weissem Eisenblech gearbeiteten Gefäss *aa*, hängt ein kleineres *ii* von gleicher Form; der Zwischenraum *ai* von ungefähr 3 Cm. Dicke ist mit Wasser gefüllt; auf den Untersatz *u*, auf dem Boden von *ii*, stellt man den Blumentopf *t*, der die zu beobachtende Pflanze *p* enthält; um die letztere in einer immer feuchten Luft zu erhalten, dient die Glasglocke *gg*, welche auf den Haken *hh* des äusseren Gefässes ruht und von unten her frische Luft einlässt, während das auf der Innenseite niedergeschlagene Wasser nach aussen abtropft; auch steigt die von den Seitenwänden *aa* erwärmte Luft so unter die Glocke und hilft die Luft in derselben erwärmen. Das Ganze steht auf einem starken Dreifuss *dd* und wird durch eine Lampe *l* geheizt. Kommt es darauf an, wie bei Keimungsversuchen, die Temperatur unter der Glocke tagelang möglichst constant zu erhalten, so benutze ich statt der Spirituslampe ein breites Gefäss halb mit Wasser, halb mit Oel gefüllt, auf welchem 1—3 Brenner mit kleinen Nachtlichten schwimmen. Ein kleines Thermometer wird in die Erde des Topfes gesteckt, ein anderes in der Luft neben der Pflanze so befestigt, dass die Kugel den zu prüfenden Pflanzentheil berührt. Je grösser der Apparat ist, desto constanter kann die Temperatur erhalten werden.

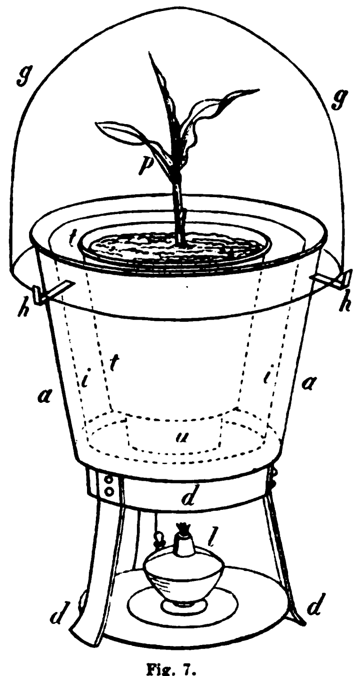


Fig. 7.

☞ In kleinen Blumentöpfen erwachsene Pflanzen von Nicotiana rustica, Cucurbita Pepo, Zea Mais, Mimosa pudica, Tropaeolum majus, Brassica Napus wurden in den Apparat gestellt

und sodann die Luft unter der Glocke zunächst auf ungefähr 44, 46, 48, 50, 51 Grad erwärmt und dann die betreffende Temperatur für eine bestimmte Zeit festgehalten; die Pflanze sodann in das Zimmer gestellt und abgewartet, ob sich schädliche Folgen der Erwärmung zeigen würden. Ein Beispiel mag den Gang der Untersuchung erläutern: Nicotiana rustica mit 5—6 Blättern:

1. Exemplar bis auf 44° C. erwärmt, 30 Minuten lang bei 44—45° C.; höchste Temperatur der Erde 44,5° C. die Pflanze nahm keinen Schaden.
2. Exemplar: eine Stunde lang in Luft von 45° C. blieb unbeschädigt.
3. Exemplar: 40 Minuten lang in Luft von 45—47° C., der Boden erwärmte sich bis 43,5° C.; blieb unbeschädigt.
4. Exemplar: 15 Minuten lang in Luft von 50—51,5° C.; blieb unbeschädigt.
5. Exemplar: 11 Minuten lang in Luft von 51—52° C., die Wurzeln bis 49° C. erwärmt; die Pflanze schien anfangs unbeschädigt, aber nach 6 Tagen wurden die fertigen Blätter missfarbig, die jungen gingen später zu Grunde.

In Töpfen erwachsene und in diesen verbleibende Pflanzen derselben Arten wurden umgekehrt und mit allen oberirdischen Theilen in Wasser von 48—50° C. eingetaucht und 10 Minuten lang darin gelassen, während die Temperatur des Wassers möglichst constant erhalten wurde; die Wasserpflanzen Ceratophyllum demersum, Cladophora und Chara wurden in Wasser liegend 10 Minuten lang auf 45—50° erwärmt. Endlich wurden abgeschnittene belaubte Zweige und ausgenommene Pflanzen von Phaseolus vulgaris, Papaver somniferum, Tanacetum vulgare, Cannabis sativa, Solanum tuberosum, Lupinus polyphyllus, Allium Cepa, Morus alba in Wasser einmal von 45—46° C., ein ander Mal in solches von 50° C. 10 Minuten lang liegen gelassen, dann herausgenommen, und der Erfolg abgewartet. Die so für jeden einzelnen Fall beobachteten Effecte sind in der genannten Arbeit nachzusehen, hier genügt es, die daraus abstrahirten allgemeinen Sätze anzuführen: Eine Lufttemperatur von 51° C. oder wenig mehr ist binnen 10—30 Minuten immer tödtlich gewesen, während 2—3° tiefer liegende Temperaturen selbst während längerer Zeit ohne Schaden ertragen wurden; die niedrigste Temperatur, bei welcher in Luft die frischen Gewebe verbrüht werden, ist demnach für kürzere Zeiträume zwischen ungefähr 50 bis 52° C. zu suchen. Ist dagegen das umgebende Medium Wasser, so sind schon 45—46° C. binnen 10 Minuten tödtlich. Auf verschiedene Theile derselben Pflanze ist die Wirkung derselben Temperatur in verschiedenem Grade schädlich; gewöhnlich wird zuerst die Lamina der jungen eben ausgewachsenen Blätter getödtet, die jungen noch unvollendeten und die Knospenblätter sind auffallend resistenter; am längsten widerstehen alte Blätter, die Blattstiele und fertige Internodien. Die Zeit, nach deren Verlauf die Tödtung bemerklich wird, ist nach der Höhe der Temperatur verschieden; je höher dieselbe war, desto schneller erfolgt das Verderben: bei Pflanzen, welche durch 50—51° C. in Luft getödtet worden sind, vergehen oft mehrere Tage, ehe man eine Aenderung des Aussehens wahrnimmt. Merkwürdig ist, dass Pflanzen, welche später völlig zu Grunde gehen, während der Versuchsdauer und einige Stunden, selbst Tage lang nachher, ein auffallend gesundes, strotzendes Aussehen darbieten; später werden die Blätter welk und runzelig und vertrocknen in kurzer Zeit.

Weit höhere Temperaturen als die saftigen, in Vegetation begriffenen Organe, können trockene Samen und Pilzsporen ertragen. Nach Pasteur sollen trockene Sporen von Penicillium glaucum 108° C. fast unbeschädigt überdauern und selbst nach ½ Stunde in Luft von 119—121° C. grösstentheils entwickelungsfähig bleiben; ½ Stunde auf 127—132° C. erwärmt, keimen sie nicht mehr. Aehnlich verhalten sich die von Ascophora elegans. H. Hoffmann fand, dass die Sporen von Uredo destruens und segetum im trockenen Zustand ohne Schaden bis 128° C. erwärmt werden können, feucht aber gehen die von Uredo segetum bei 58,5—62° C. und die von destruens bei 70—73° C. zu Grunde. Nach Payen soll Oidium aurantiacum selbst 120° C. keimfähig überdauern. — Göppert (a. a. O. p. 57) citirt kurz eine Angabe Th. de Saussure's, wonach Weizen, Roggen, Gerste und Kohl in den ersten Stadien



Fig. 8.

ihrer Keimung 70° C. (wie lange?) ertrugen, wenn sie vorher bei gelinder Wärme ausgetrocknet waren.

Nach meinen Angaben und unter meiner Leitung hat Herr Herm. Fiedler eine lange Reihe von Versuchen mit dem Apparat Fig. 8 (und einer Abänderung desselben) ausgeführt. Ein grosses Becherglas *a* steht in einem Sandbade *s* über der Lampe und ist mit Wasser gefüllt; der Deckel *b* trägt in einem Loch befestigt die Eprouvette *c*, welche tief in das warme Wasser hinabreicht und in ihrem unteren Theile die Samen enthält, zwischen denen sich die Thermometerkugel *t* befindet; die Eprouvette ist verkorkt, das Thermometer durch den Kork eingeführt. Man kann auch mehrere Eprouvetten *c* durch den Deckel *b* hinabhängen lassen. Umgiebt man das Gefäss *a* mit einer dicken Papierlage, so gelingt es leicht, die Temperatur während einer Stunde so constant zu erhalten, dass sie kaum um 2° C. schwankt. Die Versuche wurden mit lufttrockenen und mit 24 Stunden in Wasser gequellten Samen jedesmal eine Stunde lang durchgeführt, die Samen wurden erst dann in den Apparat gebracht, wenn dieser schon die gewünschte Temperatur angenommen hatte. Die so behandelten Samen sogleich in feuchte Erde gelegt und abgewartet, ob sie keimen würden.

I.

Samen im lufttrockenen Zustand erhitzt.

100 Körner erhitzt lieferten *A* Keime welche über die Erde kamen, *B* Keime welche vor Durchbruch der Erde verkümmerten; die Temperatur nach Celsius.

Samen	nicht erhitzt		57° bis 58°		59° bis 60°		62° bis 63°		64° bis 65°		67° bis 68°		69° bis 70°		71° bis 72°		73°		74°	
	A	*B*	*A*	*B*	*A*	*B*	*A*	*B*	*A*	*B*	*A*	*B*	*A*	*B*	*A*	*B*	*A*	*B*	*A*	*B*
Erbsen	88	10	—	—	—	—	—	—	75	20	92	5	85	10	13	3	3	3	1	
Roggen	96	2	—	—	—	—	88	12	40	36	20	6								
Gerste	96		98		90	2	88	4	6											
Weizen	100	—	—	—	—	—	—	—	98		6	6	1	1		1				
Mais	100		90	3	86	8	75	10	25	28		7								

II.

Samen in 24 Stunden lang gequelltem Zustand erhitzt.

100 Körner lieferten für die Abtheilungen *A* und *B* wie oben.

Samen	nicht erhitzt		49—50°		51—52°		53—54°		54—55°	
	A	*B*	*A*	*B*	*A*	*B*	*A*	*B*	*A*	*B*
Erbsen	96		75	10	30	4	20			
Roggen	96		30	20	18	8				
Gerste	90		3	4						
Weizen	98		40	12	8	8				
Mais	88		2	1						

Die leeren Felder in beiden Tabellen bedeuten, dass die entsprechenden Samen des Versuchs nicht gekeimt haben.

Die sichtbaren Veränderungen, welche bei der Tödtung durch hohe Temperaturen in den Zellen eintreten, wurden zuerst von Max Schultze am Protoplasma studirt. Er erwärmte die Filamenthaare[1]) von Tradescantia virg., die Brennhaare von Urtica urens und die Parenchymzellen von Vallisneria spiralis in Wasser auf dem Objectträger; das Protoplasma derselben starb bei ungefähr 45° C. ab, die Stromfäden erstarrten in der Lage, die sie eben einnahmen und später zersetzten sie sich. Ich zeigte dann, dass die Resistenz des Protoplasmas gegen hohe Temperatur grösser ist, wenn das umgebende Medium Luft, als wenn es Wasser ist, und dass die »vorübergehende Wärmestarre« des Protoplasmas, welche bei hohen aber noch nicht tödtenden Temperaturen eintritt, die aber zuweilen Stunden lang ausdauert, mit der durch den Tod eintretenden wirklichen und bleibenden Erstarrung nicht zu verwechseln ist (Flora 1864. p. 39). Dass das Protoplasma verschiedener Pflanzen, wenn sie in Luft erwärmt werden, selbst 50—51° C. ohne Schaden 10—30 Minuten erträgt, folgerte ich daraus, dass die oben genannten Pflanzen diese Temperatur ohne Beschädigung überdauerten, was bei Zerstörung des Protoplasmas unmöglich gewesen wäre; aus demselben Grunde darf man annehmen, dass bei Erwärmung in Wasser von 45—46° C. (10 Min. lang) das Protoplasma getödtet wird. Bei den Kelchhaaren von Cucurbita Pepo brachte Erwärmung in Wasser von 46—47° C. binnen 2 Minuten vorübergehende Starre des Protoplasmas hervor, nach ½ Stunde ging es wieder in Bewegung über; eine Minute lang in Wasser von 47—48° C. getaucht, erstarrte das Protoplasma und kehrte erst nach 2 Stunden zu seiner Bewegung zurück. Das Protoplasma der Haare von Zweigen von Cucurbita Pepo und Solanum Lycopersicum, welche in dem Heizapparat (Fig. 7) 10 Minuten lang in Luft von 49—50,5° C. verweilt hatten, fand ich dagegen in heftiger Bewegung; in einer Haarzelle von Cucurbita löste sich von dem Protoplasmanetz ein Klumpen ab und rotirte lebhaft im Zellsafte, contrahirte sich wie eine Amöbe und verschmolz dann wieder mit einem Protoplasmafaden; eine Erscheinung, welche lebhaft an die von Kühne beschriebenen Vorgänge in den Filamenthaaren der Tradescantia, die er einer Temperatur von 14° C. unter dem Gefrierpunct ausgesetzt hatte, erinnert. — Bei einer Kürbispflanze, welche 25 Minuten lang in Luft von 50 bis 51° C. verweilt hatte, und dies ohne Schaden überstand, fand ich eine Stunde später das Protoplasma der Haare starr; es hatte sich in grosse wandständige Klumpen contrahirt, in manchen Zellen bildete es eine schaumige Masse mit zahlreichen Vacuolen; nach 4 Stunden (bei 19—20° C.) begannen aus den Protoplasmaklumpen, die sich an die Wand zusammengezogen hatten, schon Stromfäden herauszutreten, in manchen Zellen durchzogen sie bereits den Saftraum und in anderen hatte sich auch schon der dicke axile Protoplasmastrang sammt Fadennetz gebildet. In allen diesen Fällen war also nur vorübergehende Wärmestarre eingetreten; als ich aber Kürbishaare dicht neben eine Thermometerkugel in Wasser von 50° C. nur eine Minute lang eintauchte, blieb das Protoplasma für immer starr; es hatte sich in Klumpen zusammengeballt, war missfarbig, nur in einzelnen Zellen bildete es noch Netze, doch ohne Bewegung. Die Haare vom Stamm einer Nicotiana rustica, die 15 Minuten lang in Luft von 50—51° C. verweilt hatte, ohne Schaden zu nehmen, zeigten 15 Stunden später ihr Protoplasma in schönster strömender Bewegung; dagegen fand ich in den Blattstielhaaren von Brassica Napus, die 20 Minuten lang in Luft von 49—49,5° C. scheinbar ohne Beschädigung verweilt hatte, das Protoplasma 5 Stunden später schaumig und ohne Bewegung. Bei den in Luft von 46—48° C. während 18 Minuten (mit Unterbrechung) verweilten Filamenthaaren von Tradescantia war das Protoplasmanetz nur vorübergehend starr, nach 9 Minuten begann die Bewegung wieder (vergl. Flora 1864 p. 68—70).

Eine sichtbare Veränderung der Zellhaut konnte ich bei den genannten Temperaturen nur an den Filamenthaaren von Tradescantia wahrnehmen, wenn dieselben getödtet waren. Eine Minute lang in Wasser von 57° C. getaucht und dann in kaltes Wasser auf den Objectträger gelegt, zeigten sie anfangs nur das Protoplasma erstarrt; der Schlauch hatte sich nicht oder nur wenig zusammengezogen und liess zahlreiche scharf einschneidende Fältchen er-

1) Das Protoplasma der Rhizopoden und der Pflanzenzellen. 1863. p. 48.

kennen. Nach 5—10 Minuten hob sich die Zellhaut stellenweise in grossen halbkugeligen Blasen von dem Schlauch ab, sie nahm offenbar Wasser in sich auf, welches sie vorzugsweise in tangentialer Richtung in ihre Substanz einlagerte; die Quellungseigenschaften waren also verändert. Später gelang es, dieselbe Erscheinung auch durch Eintauchen in Wasser von 50° C. binnen einer Minute hervorzurufen. Dieses Verhalten der Zellhaut erinnert an das der grösseren Stärkekörner, welche nach Nägeli [1]) schon bei 55° C. im feuchten Zustande Quellung zeigen.

Kühne (a. a. O. p. 87) untersuchte das nackte Protoplasma der Myxomyceten. Das von Didymium Serpula 5 Minuten lang in Luft von 30° C. belassen, wurde nur vorübergehend starr, bei 35° C. aber trat die Todesstarre ein. Das Protoplasma von Aethalium septicum coagulirte bei 40° C. binnen 9 Minuten; dagegen brachten 39° C. binnen 9 Minuten nur vorübergehende Starre hervor. — In den auf 45° C. 6 Minuten lang erwärmten Haaren von Tradescantia sah Kühne, ähnlich wie ich es an Cucurbita beobachtet hatte, abgelöste Protoplasmaklumpen amöbenartig sich bewegen, nach 8 Stunden hatte sich das Stromnetz wieder hergestellt.

Die Veränderung der molecularen Structur (Organisation) des Protoplasmas lässt sich natürlich nicht sehen, tritt aber durch die Veränderung der diosmotischen Eigenschaften ebenso wie bei den erfrorenen Zellen hervor [2]). Die in Wasser von 51° C. getödteten Zellen der Tradescantiahaare lassen den rothen oder violetten Zellsaft durch den Protoplasmaschlauch austreten, er dringt in den Raum zwischen diesem und der Haut und diffundirt durch diese endlich ins Wasser; die Substanz des Protoplasmas, im Leben farblos, nimmt den Farbstoff des Saftes in sich auf und färbt sich intensiv. — Taucht man dünne Scheiben von rothsaftigen Runkelrüben in Wasser von 51—54° C., so beginnt der rothe Saft sogleich herauszudiffundiren, während gleiche Stücke in Wasser von 20° C. selbst nach 18 Stunden ihren Farbstoff noch behielten. Taucht man ein rothes Rübenstück in Wasser von 51° C. so dass es getödtet wird, so giebt es dann auch in Wasser von 22° C. seinen Farbstoff ab. — Schneidet man gleiche Würfel von weissen Runkelrüben und tödtet die einen in Wasser von 55° C., legt sie und die frischen in denselben rothen ausgekochten Runkelrübensaft, so dringt der Farbstoff binnen 24 Stunden in die frischen Stücke nicht ein, dagegen färben sich die getödteten durch und durch roth; Stücke von Kürbisfrucht verhalten sich ähnlich. — Lässt man Stücke von Runkelrüben oder Kürbisfrucht in Wasser von 55° C. eine Stunde lang liegen, so werden sie weicher und lassen durch leichten Druck ihren Saft auslaufen; in 70° warmem Wasser ist dies binnen einer Stunde in noch höherem Grade der Fall; solche Gewebestücke sind dann den erfrorenen vollkommen ähnlich. Hier, sowie bei Blättern, welche durch Temperaturen über 50° C. getödtet sind, zeigt das durchscheinende Aussehen deutlich, dass ihre Intercellularräume mit ausgetretenem Zellsaft erfüllt sind.

d. Verlauf der Vegetationsvorgänge bei verschiedenen Temperaturen innerhalb der Grenzwerthe.

§ 25. Es ist ohne Zweifel eine der lohnendsten Aufgaben des Pflanzenphysiologen, zu bestimmen, wie die Geschwindigkeit und Ausgiebigkeit der verschiedenen Vegetationsvorgänge einer Pflanze sich verhält, wenn diese z. B. bei einer constanten Temperatur von 10° C., ein andermal bei constant 15°, bei constant 20°, 25°, 30° u. s. w. verlaufen. Da zunächst kein Grund für die Annahme vorliegt, dass die verschiedenen Lebenserscheinungen einer und derselben Pflanze in dieser Beziehung sich gleich verhalten sollten, so kommt es darauf an, den gesammten Lebensprocess einer Pflanze in seine elementaren Vorgänge zu zer-

1) Nägeli, Stärkekörner p. 71.
2) Sachs, in Flora 1864. p. 71 ff.



legen und für jeden derselben die angedeutete Untersuchung auszuführen; man hätte also beispielsweise zu zeigen, wie die Assimilation, der Stoffwechsel, die Stoffwanderung, die Transpiration, die Zellbildung, das Zellenwachsthum in einer gegebenen Zeit verlaufen, wenn die zugehörige Temperatur constant 10°, constant 15°, 20°, 25°, 30° u. s. w. beträgt. — Bei der grossen Schwierigkeit, für längere Zeiträume die Temperatur des Bodens, der Luft, des Wassers constant zu erhalten und dabei die übrigen Einflüsse, welche auf den Verlauf der Vegetation einwirken, in passender Weise zu berücksichtigen, ist es erklärlich, dass die vorliegende Aufgabe bisher nur gelegentlich in einzelnen Richtungen eine meist lückenhafte Bearbeitung erfahren hat, nur über die Beziehung der constant gedachten Temperatur zur Chlorophyllbildung, der Beweglichkeit der Blätter mancher Pflanzen, der Strömung des Protoplasmas und vorzugsweise zur Geschwindigkeit des Zellenwachsthums sind einige Beobachtungen gemacht worden. Sie zeigen übereinstimmend, dass die Energie der physiologischen Thätigkeit gleich oberhalb der unteren Temperaturgrenze zunächst sehr gering ist, dass sie bei zunehmender Zahl der (constant gedachten) Temperaturgrade nach einem unbekannten Modus sich steigert und dass bei dem Zellenwachsthum der Keimorgane nach Erreichung eines gewissen Maximums jede weitere Vermehrung der Temperaturgrade eine Abnahme der Wachsthumsgeschwindigkeit herbeiführt; ob diese Abnahme vor Erreichung der oberen Temperaturgrenze auch bei den anderen Vegetationsvorgängen stattfindet, ist noch zweifelhaft. Betrachtet man die constanten Temperaturen als Abscissen, die zugehörigen physiologischen Effecte als Ordinaten, so bezeichnen die Endpuncte der letzteren in den bis jetzt bekannten Fällen (Protoplasmabewegung und Wachsthum der Zellen) krumme Linien, und in einem dieser beiden Fälle (bei dem Wachsthum der Keimtheile) erreicht diese Curve ein Maximum ihrer Entfernung von der Abscissenaxe, um sich derselben abermals in einem absteigenden Aste zu nähern. Die wahre Form dieser Curven ist nun in keinem Falle genau bekannt; als den zunächst wahrscheinlicheren Fall muss man aber den betrachten, dass die Curve für jeden elementaren Vegetationsvorgang eine andere Form habe und sich mit denen anderer möglicherweise schneiden könne. Wüsste man für alle einzelnen Lebenserscheinungen einer Pflanze diese Linien aufzuzeichnen, so hätte man für diese eine Pflanze die Beziehung der Temperatur zu ihrem gesammten Leben erkannt und könnte sie mit denen anderer Pflanzen vergleichen. Dabei ist aber noch keine Rücksicht darauf genommen, ob und welche Bedeutung die blossen Temperaturschwankungen für die Vegetationsvorgänge möglicherweise haben; dass sie eine solche haben, ist mindestens zu vermuthen, wenn man bedenkt, dass die Pflanzen beständig grossen Temperaturschwankungen unterworfen und wahrscheinlich doch für solche eingerichtet sind.

Die so gestellte physiologische Aufgabe wird ihrer Lösung nicht um einen Schritt näher gebracht, wenn man sich damit begnügt, die Zeiträume zwischen Aussaat und Reife einer Pflanze bei gegebenen Mitteltemperaturen zu verzeichnen. Das Verfahren, die Anzahl der Vegetationstage mit der Mitteltemperatur oder ihrem Quadrat in einen Ausdruck zusammenzufassen (multipliciren lassen sie sich natürlich nicht), mag seinen praktischen Nutzen für Klimatologie und Pflanzengeographie haben, sein physiologischer Werth ist aber ungefähr zu vergleichen mit dem der Bestimmung des Vegetationswerthes der Bodenarten durch

die Ausdrücke Weizenboden, Haferboden u. s. w., was für manche Zwecke des Lebens ebenfalls genügen mag, einen wissenschaftlichen Werth aber nicht beansprucht. So wie die Wissenschaft in diesem Falle erst dann beginnt, wenn man die Ernährung der Pflanze in bestimmte Beziehung zu den einzelnen Stoffen des Bodens, zu seinen physikalischen Eigenschaften u. s. w. bringt, so fängt auch in unserem Falle die wissenschaftliche Behandlung des Themas erst mit der Lösung der oben gestellten Aufgaben an.

Einige der wichtigsten Gründe, welche gegen die physiologische Brauchbarkeit der von Adanson, Boussingault, Alphons de Candolle und Quetelet aufgestellten Ausdrücke für Vegetationszeit und Mitteltemperatur sprechen, habe ich in meiner Arbeit »Physiologische Untersuchungen über die Abhängigkeit der Keimung von der Temperatur« schon vor 5 Jahren geltend gemacht[1]; sie haben seitdem keine Widerlegung erfahren. Die neuere Arbeit von Kabsch[2]) hat in der Sachlage nichts geändert, da er ohne Rücksicht auf meine Einwürfe die alte Anschauungsweise sammt ihren Fehlern und ihrer logischen Unmöglichkeit beibehalten hat. Es handelt sich in diesem Falle nicht um neue Beobachtungen und Verbesserung kleiner Rechnungsfehler (z. B. Elimination der sogenannten unwirksamen Temperaturen), sondern um einen Principienwechsel. Das richtige Princip aber braucht hier nicht speciell dargelegt zu werden, da es in den vorstehenden Paragraphen 19—25 hinreichend ausgesprochen und begründet worden ist.

Zur Begründung des im letzten Paragraph Gesagten, dient Folgendes: Das Ergrünen etiolirter Blätter geschieht, wie ich zeigte, um so schneller, sowohl im Licht als im Finstern (bei Coniferen), je höher die Temperatur ist. Messungen sind nicht gemacht (Flora 1864. Nr. 32). Die Reizbarkeit der Mimosenblätter ist bei 16—18° C. ziemlich träg, bei 30° C. und darüber scheint sie ein Maximum zu erreichen (Flora 1863. p. 454). Die Seitenblättchen von Hedysarum gyrans machen nach Kabsch[3]) eine Schwingung bei 35° C. in 85—90 Secunden, bei 28—30° C. in 180—240 Secunden; bei noch niedrigeren Temperaturen wird die Schwingung unvollständig und bei 23—24° C. fast unmerklich.

Protoplasma. Nach Dutrochet[4]) ist die Rotation der in schmelzendem Schnee abgekühlten Nitella flexilis sehr langsam, bei Erwärmung auf 18° C. wird sie auffallend beschleunigt, bei 27—40° C. trat zuerst eine Verlangsamung (durch Temperaturschwankung?) ein, nach längerem Verweilen in dem warmen Wasser wurde die Bewegung aber wieder schnell. Nägeli[5]) liess auf dieselbe Zelle von Nitella syncarpa unter dem Mikroskop verschiedene Temperaturen einwirken. Die Endzelle eines Blattes zeigte bei 10° C. eine Schnelligkeit von $^1/_{10}$ Mill. in 8 Secunden; bei plötzlichem Sinken der Temperatur auf $1\frac{1}{4}$° C. wurde der Raum von $^1/_{10}$ Mill. in 53, bei 1° in 62, bei $^3/_4$° C. in 83 Sec. durchlaufen; gegen 0° C. stand die Bewegung ganz still. Als nun die Temperatur allmählich gesteigert wurde, ergaben sich folgende Messungen, bei denen also der Effect der Temperaturschwankung nicht ausgeschlossen ist:

$^1/_{10}$ Mill. wurde von den an der Oberfläche befindlichen Inhaltsgebilden durchlaufen:

bei 1° C.	in 60 Sec.	bei 10° C.	in 8 Sec.	bei 19° C.	in 3,8 Sec.
- 2°	- 47 -	- 11°	- 7 -	- 20°	- 3,6 -
- $3\frac{1}{2}$	- 33 -	- 12°	- 6,4 -	- 22°	- 3,2 -
- 5°	- 24 -	- 14°	- 5,4 -	- 24°	- 2,8 -
- 6°	- 19 -	- 15°	- 5 -	- 26°	- 2,4 -
- 7°	- 15 -	- 16°	- 4,6 -	- 28°	- 2 -
- 8°	- 11,5 -	- 17°	- 4,3 -	- 31°	- 1,5 -
- 9°	- 9,5 -	- 18°	- 4 -	- 34°	- 1 -
				- 37°	- 0,6 -

1) Jahrb. f. wiss. Botan. II. p. 370 ff.
2) Flora 1863. p. 520 ff.
3) Botan. Zeitg. 1861. p. 355.
4) Comptes rendus 1837. T. V. p. 777 ff.
5) Beiträge zur wiss. Botanik. II. p. 77.

So wie die Temperatur über 37° stieg, hörte die Bewegung plötzlich auf, als sie wieder sank, so begann die Rotation erst langsam, wurde aber wieder schneller und erreichte bald die der nunmehrigen Temperatur zukommende Geschwindigkeit. Diese Zahlen sind Mittel aus je mehreren Beobachtungen. Wenn ihnen auch, wie Nägeli sagt, keine mathematische Genauigkeit zukommt, so zeigt doch die graphische Construction der Curve eine grosse Regelmässigkeit; mit steigender Zahl der Temperaturgrade wird die Acceleration der Bewegung für gleiche Temperaturzunahmen immerfort geringer.

Max Schultze [1]) fand bei gewöhnlicher Zimmertemperatur die Geschwindigkeit der Strömung in den Haaren von Urtica und Tradescantia = 0,004—0,005 Mm.; bei höherer Temperatur, deren Werth nicht genau zu ermitteln ist, für erstere 0,009, für letztere 0,008 bis 0,010 Mm. Ferner sagt er (p. 48) die Bewegung verlangsamt sich in allen Fällen von 38—40° C. an (bei aufsteigender Temperatur).

In den Haaren von Cucurbita Pepo, Solanum Lycopersicum und Tradescantia sowie im Parenchym von Vallisneria fand ich die Bewegung des Protoplasmas bei 11—16° C. langsam, bei 30—40° sehr lebhaft, bei 40—50° C. häufig wieder auffallend verlangsamt (Flora 1864. Nr. 5); dabei ist aber der Verdacht nicht ausgeschlossen, dass die Verlangsamung nur durch die Schwankung der Temperatur bewirkt war; nach einer brieflichen Mittheilung Hofmeister's kann eine solche von 10—20° C. innerhalb der Grenzwerthe die Bewegung sogar sistiren.

Zellenwachsthum (Streckung). Die ziemlich zahlreichen darüber gemachten Beobachtungen hatten meist den Zweck, den Wachsthumsgang bestimmter Organe in verschiedenen Perioden ihrer Entwickelung zu bestimmen [2]), ohne dass man auf die Temperatur oder sonstige äussere Einflüsse die nöthige Rücksicht nahm, oder man suchte den Einfluss von Tag und Nacht [3]) auf die Streckungsgeschwindigkeit zu bestimmen, wobei meist ebenfalls Temperaturbeobachtungen nur sehr unvollkommen gemacht wurden, auch die von der Temperatur unabhängige Aenderung der Geschwindigkeit mit zunehmender Entwickelungsphase des Organs nicht immer die nöthige Beachtung fand. Diese Arbeiten liefern daher für unseren Zweck nicht das erwünschte Material [4]). Eine der besten hierher gehörigen Arbeiten, obgleich ohne entsprechende Temperaturbeobachtungen, lieferte Duchartre (Recherches physiol. anatomiques et organogéniques sur la Colocase des anciens) [5]), sie liefert das für unseren Zweck wichtige Ergebniss, dass bei dem Wachsthum eines Blattes trotz der verschiedenen Temperaturen und sonstigen Umstände anfangs eine Zunahme der Streckungsgeschwindigkeit stattfindet, dann ein Maximum derselben eintritt und endlich bis zur Erreichung der definitiven Dimensionen die Energie des Wachsthums nachlässt und erlischt. Ich habe dasselbe für nahezu constante Temperaturen bei verschiedenen Keimpflanzen (Wurzeln und Stengel) gefunden und darauf hingewiesen, wie wichtig die Berücksichtigung dieser Thatsache dann ist, wenn es darauf ankommt, die Wachsthumsgeschwindigkeit eines Organs als Function der (constanten) Temperatur darzustellen. Mit Beachtung dieses Ergebnisses und anderer hier sich geltend machender Nebenumstände, habe ich die Wachsthumsgeschwindigkeiten bei verschiedenen, nahezu constanten Temperaturen, zu bestimmen gesucht; die erhaltenen Werthe sind wohl kaum genau genug, um etwa als Grundlage einer Berechnung zu dienen, zu solchem Zwecke müsste die Zahl der Beobachtungen bei weitem grösser sein, da hier die Genauigkeit von der Zahl der Daten, aus denen man die Mittelwerthe berechnet, abhängt; diese Beobachtungen reichen dagegen zur Ableitung des im Paragraphen ausgesprochenen Gesetzes vollkommen hin. Eine Anzahl Samen wurde jedesmal 48 Stunden lang in einer Erde liegen gelassen, in welcher das Thermometer nur um 2,

---

1) Das Protoplasma der Rhizopoden u. s. w. 1863. p. 46.

2) Griesebach in Wiegmanns Archiv für Naturgesch. 1844. Heft II.; Münter in Bot. Zeitg. 1843; Harting in Botan. Zeitg. 1843.

3) Annals and Magazin of nat. hist. 1849. P. De Candolle, Phys. p. 444—446.

4) Vergl. ferner Caspary in Botan. Zeitg. 1855. p. 246.

5) Ann. des sc. nat. 1859. p. 268.

höchstens 3° R. schwankte; die Längen der Keimwurzeln und Stengel summirt und durch die Zahl der Individuen dividirt [1]).

Wurzeln [2]).

Zea Mais.

Dauer	Temp. Réaumur	Erreichte Wurzellänge
48 Stunden	34°	5,9 Mill.
-	30,6°	25,2 -
-	27,2°	55,0 -
-	26,6°	39,0 -
-	21,0°	24,5 -
zweimal 48 Stunden	13,7°	2,5 -

Phaseolus multiflorus.

In 48 Stunden wurden folgende Wurzellängen erreicht.

Temp. Réaumur	
34°	7 Mill.
30,7°	22 -
27,6°	28 -
26,6°	30 -
22,8°	34 -
21,0°	47 -
20,6°	39 -

Pisum sativum.

In 48 Stunden erreicht die Wurzel folgende Längen.

Temp. Réaumur	
30,6°	12,2 Mill.
26,6°	17 -
22,8°	41 -
14,1°	4 -

Triticum vulgare.

In 48 Stunden wurde folgende Gesammtlänge der 3 Keimwurzeln erreicht.

Temp. Réaumur	
30,6°	22 Mill.
26,6°	50 -
22,8°	88,8 -
14,1°	3,5 -

Sommergerste.

In 48 Stunden wurden folgende Gesammtlängen der Keimwurzeln erreicht.

Temp. Réaumur	
34°	3 Mill.
26,6°	77 -
22,8°	140 -
14,1°	2 -

Plumula.

Länge vom Cotyledonenansatz oder dem Schildchen an bis zur Spitze der Keimknospe.

Dauer	Temp. R.	Länge der Plumula in Millimetern.		
		Zea	Phas. mult.	Pisum sat.
48 Stunden	34°	4,6 Mill.	7,5 Mill.	
-	30,6°	9,1 -	10,2 -	5,5 Mill.
-	27,2°	13,0 -	15,0 -	5,0 -
-	26,6°	11,0 -	10,5 -	5,7 -
-	21,0°	5,6 -	11,0 -	10,0 -
zweimal 48 Stunden	13,7°	4,6 -	7,4 -	3,0 -

1) Sachs, Physiol. Unters. über die Abhängigkeit der Keimung von der Temp. in Jahrb. f. wiss. Botan. II. p. 352 ff.

2) Bei Zea, Triticum und Hordeum von dem Schildchen bis zu den Wurzelspitzen, bei Phaseolus und Pisum von den Cotyledonenansätzen an gemessen.

Die entsprechenden Zahlen für Weizen und Gerste sind unregelmässig, wahrscheinlich, weil hier bei der seichten Lage der Samen im Boden die Temperatur der Keimtheile mit den Angaben des Thermometers nicht übereinstimmte, doch macht sich wenigstens bei dem Weizen das Gesetz noch kenntlich:

Triticum vulgare.

Temp. Réaumur	
30,6⁰	4,5 Millim.
27,2⁰	10,5 -
26,6⁰	5,0 -
22,8⁰	9,0 -
14,0⁰	2,0 -

Die Vergleichung dieser Zahlen zeigt, dass das Maximum der Wachsthumsgeschwindigkeit bei verschiedenen Keimpflanzen auf verschiedene Temperaturen fällt, wenn man gleichnamige Theile in Betracht zieht, dass ferner auch die Wurzel und Plumula einer und derselben Keimpflanze bei verschiedenen Temperaturen ihr Maximum zu erreichen scheinen, doch erscheint, bei der zu geringen Zahl von Beobachtungen, Letzteres noch zweifelhaft.

III.

Elektricität.

Dritte Abhandlung.

Wirkungen der Elektricität auf Pflanzen und elektromotorische Einrichtungen in diesen.

§ 26. Von den verschiedenen Einwirkungen, welche die Spannung ruhender Elektricität, constante elektrische Ströme und die Dichtigkeitsschwankungen derselben im Pflanzengewebe möglicherweise hervorbringen mögen, sind bis jetzt nur wenige einer wissenschaftlichen Behandlung unterzogen worden. Obgleich die Pflanzen den elektrischen Veränderungen des Bodens und der Luft beständig ausgesetzt sind, vermöge ihrer Form und Stellung als Leiter zur Ausgleichung derselben geeignet erscheinen und mit elektrolytischen Stoffen durchtränkt sind, wissen wir dennoch absolut nichts davon, ob diese Verhältnisse überhaupt einen Einfluss auf die Assimilation, den Stoffwechsel, die Stoffwanderung, die Gestaltungsvorgänge u. s. w. geltend machen. Die in dieser Richtung liegenden Angaben, denen man hin und wieder in der Literatur begegnet, entsprechen nicht den geringsten Anforderungen und sind daher kaum der Erwähnung werth[1]). Dagegen haben die Versuche, durch elektromotorische Eingriffe die Bewegungen des Protoplasmas zu modificiren und sie als Reizmittel auf bewegliche Blätter und Blüthentheile anzuwenden einige beachtenswerthe Ergebnisse geliefert; aber auch hier sind die Forschungen zum grossen Theile noch nicht so zahlreich und zusammenhängend, um ein klares Bild des wahren Verlaufs dieser Vegetationserscheinungen unter dem Einfluss bestimmter und verschiedener Grade elektrischer Erregung, auch nur in seinen allgemeinsten Umrissen darnach zu entwerfen. Was sich als wissenschaftlicher Gewinn aus dem vorliegenden Material abstrahiren lässt, ist ungefähr Folgendes: Wie bei der Wärme und dem Lichte muss auch bei den elektrischen Einwirkungen zuerst eine bestimmte, noch

1) Eine Zusammenstellung der älteren Literatur s. bei P. De Candolle Phys. végét. III. p. 1089 ff. Ferner Froriep's Notizen 1845. Bd. 34. Nr. 11.



nicht näher bekannte untere Grenze der wirksamen Kraft überschritten werden, bevor überhaupt irgend ein Effect sich bemerklich macht; bei einer gewissen Energie der Einwirkung treten auch hier vorübergehende Starrezustände auf, aus welchen das Organ später wieder in seinen normalen, beweglichen Zustand zurückkehren kann; elektromotorische Kräfte von wenig höher liegendem Werth bewirken endlich auch hier den Tod. Die bisher angewandten elektrischen Einwirkungen sind als solche dem gewohnten Lebenslauf der Pflanzen fremd und es erscheint daher natürlich, dass ihr Effect auf das Protoplasma und die beweglichen Gewebemassen mehr den Eindruck blosser Störung als den einer Förderung der Lebensvorgänge hervorruft; es macht sich dies auch dadurch bemerklich, dass wie aus den Angaben von Jürgensen und Schultze hervorgeht, elektrische Ströme und deren Dichtigkeitsschwankungen, wenn sie überhaupt einen Effect auf die Protoplasmabewegung erkennen lassen, ohne es in Starrezustand zu versetzen, nicht eine Beschleunigung oder sonstige Steigerung der organischen Thätigkeit, wie es die Wärme in gewissen Grenzen thut, hervorbringen, sondern jederzeit nur verlangsamend auf die Bewegung einwirken; doch ist es fraglich, ob man nicht vielleicht die von Brücke beobachteten Formveränderungen des Protoplasmas in den Brennhaaren von Urtica urens und manche von Kühne gesehene Erscheinungen als eine Steigerung der Lebensthätigkeit des Protoplasmas unter dem Einfluss bestimmter Grade elektrischer Erregung betrachten darf. Nur eine einzige Angabe, die von Kabsch herrührt, spricht zwar entschieden, doch nicht unzweideutig dafür, dass die normale Lebensthätigkeit eines Organs durch schwache elektrische Eingriffe wirklich gesteigert wird. Er fand nämlich, dass die unterhalb 22° C. unbeweglichen Seitenblättchen von Hedysarum gyrans durch schwache Inductionsschläge dazu vermocht werden, ihre Schwingungen in »schönster Weise« mit grosser Regelmässigkeit und Schnelligkeit auszuführen. In diesem Falle ist allerdings die Vermuthung nicht ausgeschlossen, dass bei dem grossen Leitungswiderstand, den die Gewebe dem Durchgange des elektrischen Stromes bieten, eine hinreichende Steigerung der Temperatur in den Bewegungsorganen der Blättchen durch die Inductionsschläge möglicherweise stattfand, um so das Gewebe bis über die untere Temperaturgrenze seiner Beweglichkeit zu erwärmen; dann wäre der Effect also nicht unmittelbar der Elektricität, sondern der dadurch erhöhten Temperatur zuzuschreiben; die Entscheidung darüber wird weiteren Untersuchungen anheimfallen.

Es verdient besonders hervorgehoben zu werden, dass die elektrischen Eingriffe sowohl am Protoplasma als an den Bewegungsorganen empfindlicher Blätter und Blüthentheile häufig dieselben äusserlich sichtbaren Effecte veranlassen, wie sie durch Stoss, Erschütterung und sonstige mechanische Mittel hervorgerufen werden. Wie die rauhe Behandlung der Zellen bei Anfertigung eines Präparats, Druck und Stoss die Bewegung des Protoplasmas gewöhnlich bis zur Unmerklichkeit verlangsamen, so dass sie erst nach längerer Zeit sich wieder erholt, so wird die Bewegung auch durch schwächere elektrische Eingriffe häufig zeitweilig verlangsamt oder sistirt. Die Bewegungen, welche die Laubblätter der Mimosen, die Staubfäden der Centaurea Scabiosa, der Berberis und Mahonia, die Gynostemien von Stylidium u. s. w. unter dem Einfluss wirksamer Inductionsschläge ausführen, sind, soweit ich aus fremden Angaben schliessen darf, ihrer Richtung nach dieselben, wie die durch blosse Erschütterung hervorgebrachten.

Wie die Nerven und Muskeln des Thierkörpers, so scheinen auch die vegetabilischen Gewebe durch die freie Spannung ruhender Elektricität und durch constante elektrische Ströme weniger afficirt zu werden als durch die Dichtigkeitsschwankungen der letzteren; wie man aus den Angaben Kühne's, von Kabsch, und den älteren Versuchen Becquerel's schliessen darf.

Es ist immerhin möglich, dass die hier als allgemeinste Ergebnisse ausgesprochenen Sätze, trotz ihrer unbestimmten Form und hypothetischen Haltung, noch immer Bedenkliches enthalten; es bezeichnet dies eben den gegenwärtigen Zustand dieses Theils unserer Wissenschaft. Wie bei den ersten Anfängen einer wissenschaftlichen Richtung nothwendig die einzelnen Beobachtungen in den Vordergrund treten, bis bei der zunehmenden Zahl und kritischen Bearbeitung derselben das Gemeinsame sich compacter ausscheidet, so auch hier, und es erscheint daher den Verhältnissen entsprechend, eine Zusammenstellung der wichtigeren Beobachtungen folgen zu lassen. Eine solche »compilatorische« Arbeit ist undankbar für den, der sie unternimmt, aber in gewissen Stadien der Wissenschaft nützlicher, als die Mittheilung einzelner neuer Beobachtungen.

§ 27. **Wirkungen elektromotorischer Kräfte auf das Protoplasma.** Die ersten Untersuchungen darüber scheinen die von Becquerel 1837 an Charen gemachten zu sein[1]): Der durch die Zelle gehende elektrische Strom von bestimmter Intensität hebt die Bewegung auf, diese beginnt aber nach einiger Zeit unter dem dauernden Einfluss desselben wieder und erreicht ihre frühere Geschwindigkeit; Verstärkung der elektromotorischen Kraft ruft alsdann einen neuen Stillstand hervor, aus welchem sich die Bewegung abermals herstellt; ebenso bringt eine Verminderung der Stromdichte Aufhören der Bewegung zu Stande, die sich aber auch hier wieder herstellt. Demnach sprechen Becquerel's Angaben dafür, dass nicht sowohl der constante Strom von gewisser Intensität, als vielmehr seine Schwankungen die Protoplasmabewegung hemmen. Durch fortgesetzte Verstärkung der Batterie kann nach Becquerel die Bewegung auf Stunden zum Aufhören gebracht werden. Aehnliche Effecte bewirkt nach Unger[2]) jede mechanische Störung: werden mehrere Zellen durch Abschneiden, Stiche u. dgl. verletzt, so stockt besonders in jungen Pflanzen die Strömung in allen Zellen, oder sie wird wenigstens bedeutend verlangsamt; nach einiger Zeit erholt sie sich in den unverletzten Zellen wieder zur früheren Geschwindigkeit; offenbar liegt der nächste Grund dieser Erscheinung darin, dass durch die Verletzung einiger Zellen der gegenseitige Druck (Gewebespannung) sich plötzlich mindert und so eine Erschütterung der übrigen Zellen veranlasst, welche das Aufhören der Protoplasmabewegung bewirkt; sodann tritt ein neuer Gleichgewichtszustand zwischen den noch verbundenen unverletzten Zellen ein, bei welchem die Bewegung wieder vor sich gehen kann. Im Allgemeinen werden nach Unger die den verwundeten am nächsten liegenden Zellen auch am stärksten afficirt und auch Druck oder andere mechanische Einwirkungen erzeugen ähnliche vorübergehende Verlangsamung der Protoplasmabewegung.

Eine der werthvollsten Arbeiten verdankt man Theodor Jürgensen[3]), der den

---

1) Comptes rendus 1837. p. 784.
2) Unger, Anat. u. Phys. der Pfl. 1855. p. 277.
3) Studien des physiol. Instituts zu Breslau 1861. Heft I. p. 98 ff.

Einfluss constanter und inducirter Ströme auf die Bewegung in den Zellen von Vallisneria spiralis studirte. Eine runde in einen lackirten Holzrahmen eingelassene Glasplatte war der Objectträger; in den Rahmen waren an entgegengesetzten Stellen Kupferstreifen als Elektroden eingelegt, deren einander zugekehrte Enden etwa 1 Mill. über die Ebene des Glases ragten. Das kleine, kreisförmige, von dem Holzrahmen umschlossene Becken wurde mit destillirtem Wasser so weit gefüllt, dass die Kupferelektroden mit ihrer ganzen unteren Fläche (ausserhalb des Rahmens) die Oberfläche des Wassers berührten. In dem Wasser lag das zu beobachtende Blattstück und zwar meist so, dass seine Enden die Elektroden an deren unterer Fläche unmittelbar berührten. Es zeigte sich, dass bei dieser Lage der Objecte der durchgehende Strom einen geringeren Leitungswiderstand fand, als wenn das Object um 90° gedreht wurde und seine Längslinie senkrecht zur Stromrichtung stand. Jürgensen schliesst daraus, dass der Zellsaft des Präparats ein besserer Leiter sei als das destillirte umgebende Wasser. Die Stärke des Stromes bei der ersten und zweiten Lage des Objects verhielt sich wie 3 : 2. — Um dieselben Erscheinungen wie in dem Parenchym, auch in den Epidermiszellen hervorzurufen bedarf es stärkerer Ströme, was Jürgensen der grösseren hier zu durchsetzenden Zahl von Zellwänden zuschreibt. Abgesehen nun von solchen Stromeswirkungen, welche das Protoplasma tödten und seine Form erheblich ändern, wobei sich der Zellinhalt an der dem positiven Pol zugewandten Zellwand ansammelt, zieht Jürgensen aus seinen Experimenten folgende Schlüsse, die sich auf Beobachtung je einer Zelle, welche mit dem Fadenkreuz fixirt war, gründen; die elektrischen Ströme wurden von einer Batterie kleiner Grove'scher Elemente geliefert, und durch ein Rheochord ihre Kraft normirt.

A. Wirkungen des constanten Stromes.

1) Der Strom eines Elements brachte keine sichtbare Wirkung hervor; der volle Strom von 2—4 Elementen bewirkte eine Verlangsamung der Bewegung des Protoplasmas, bei länger dauernder Einwirkung Stillstand. 2) Wird die Leitung unterbrochen, so stellt sich nach Verlauf einer gewissen Zeit die Bewegung wieder her, wenn sie nur verlangsamt, nicht vollständig aufgehoben war. 3) Hat die Bewegung vollständig aufgehört, so tritt auch, wenn die Kette augenblicklich geöffnet wird, keine Bewegung mehr ein. 4) Bei dem Aufhören der Bewegung häuft sich das Chlorophyll an verschiedenen Stellen zusammen und einzelne noch frei schwimmende Körnchen werden an diesen Puncten gehemmt. 5) Der einzige Unterschied zwischen den bei spontanen Störungen der Bewegung und den durch den constanten Strom bedingten, ist der, dass die Puncte wo Stauung eintritt, im letzten Falle weit zahlreicher sind. 6) Ströme von 24 Elementen wirken wie jene schwächeren, wenn ihre Dauer nur kurz ist. 7) Steigert man die Stromstärke auf 30 Elemente, dann genügt momentanes Schliessen der Kette, um Stillstand für immer herbeizuführen. 8) Eine Verschiedenheit der Wirkung eines constanten Stromes gegen auf- oder absteigend gerichtete »Saftströme« ist **nicht** zu constatiren. 9) Wenn die Kette gleich nach vollständigem Aufhören der Bewegung geöffnet wird, ist eine Contraction des Zelleninhalts nicht zu bemerken.

Für inducirte Ströme bediente er sich eines mit Halske'schem Unterbrecher versehenen Du Bois'schen Schlittens: die Wirkung derselben schliesst sich nach Jürgensen der des constanten Stroms so genau an, dass ein Unterschied kaum zu constatiren, die Menge der in der Zeiteinheit durch das Blatt gehenden Inductionsschläge

soll keinen erheblichen Einfluss auf die Wirkung haben. Die bei 30 Millim. Rollendistanz inducirten Ströme des benutzten Apparats waren aber, wenn der primäre Strom von nur einem Grove'schen Element geliefert wurde, ziemlich constant hinreichend, um die Bewegung in den Parenchymzellen zu sistiren. Eine Contraction des Zellinhalts unter dem Einfluss inducirter Ströme konnte er selbst bei stundenlangem Durchleiten nicht bemerken.

Die späteren Arbeiten von Heidenhain, Brücke, Max Schultze, Kühne beziehen sich mehr auf die bei bestimmten elektrischen Eingriffen auftretenden Formveränderungen des Protoplasmas, welche, wie zuerst Max Schultze hervorhob, oft die auffallendste Aehnlichkeit mit den durch hohe Temperatur — also auch durch Frost[1]) — hervorgebrachten darbieten.

Nach Heidenhain[2]) verändern schwache elektrische Ströme die Bewegung des Protoplasmas in den Staubfadenhaaren von Tradescantia gar nicht. Bei stärkeren Strömen erstarren schon nach kurzer Wirkungszeit die in Bewegung begriffenen Protoplasmafäden plötzlich; die Körnerströmung steht still und die dunklen Körnchen gerathen in die lebhafteste Molecularbewegung. Die Protoplasmastränge werden bei dem Stillstand varikös, hier und da bilden sich an ihnen locale Anschwellungen, welche seitlich an den Fäden sitzend sich leicht von diesen abschnüren, um runde Körper zu bilden, welche unter fortwährender Veränderung ihres Umrisses durch den Zellsaft schwimmen. Sind die Inductionsströme nicht zu stark und ihre Wirkungsdauer nicht zu lang, so kommt einige Zeit nach ihrem Aufhören die Bewegung wieder in vollen Gang. Das durch zu starke Ströme getödtete Protoplasma aber wird grobbröckelig und schollig, die Molecularbewegung steht still, weil die feinen »Molecüle« von den geronnenen Massen eingeschlossen werden, die ganze Protoplasmamasse zieht sich von der Zellwand zurück. — In den durch Inductionsströme getödteten Parenchymzellen von Hydrocharis »scheinen die Chlorophyllkörnchen oder Gruppen derselben wie in Blasen liegend«.

Brücke[3]) schloss, um die Wirkung elektrischer Ströme in ihren einzelnen Stadien zu studiren, den Kreis anfangs nur auf einige Secunden bei der Beobachtung der Vorgänge in den Brennhaaren von Urtica urens, so dass diese nur eine kurze Reihe von Schlägen erhielten. Die erste Veränderung, die man dann wahrnimmt, besteht gewöhnlich in dem Erscheinen einer grösseren oder geringeren Zahl von Fäden, welche vom wandständigen Protoplasma aus in den Zellsaft hineinragen; zuweilen sah er sie wie Raketen hervorschiessen, sobald er den Kreis des Magnetelektromotors schloss; oft haben sie eine beträchtliche Länge und ragen bis zur Achse der Zelle in den Zellraum hinein. Am Ende sind sie angeschwollen und zeigen zitternde, schlängelnde Bewegungen. Wird das Protoplasma in diesem Zustande der elektrischen Wirkung entzogen, so kehrt es in seinen früheren Zustand zurück. Dieselben Erscheinungen konnte Max Schultze[4]) hervorrufen und er bemerkt, dass sie erst bei einer solchen Stärke der elektromotorischen Kraft eintreten, welche derjenigen nahe liegt, die schon Tödtung be-

1) Vergl. § 22 und § 23.
2) Studien des physiol. Instit. zu Breslau 1863. II. p. 65.
3) Das Verhalt. der sog. Protoplasmaströme u. s. w. in Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wiss. Wien 1862. Bd. 46. p. 1.
4) Der Protopl. der Rhizopoden u. s. w. 1863. p. 44.



wirkt. Bei schneller Erwärmung der Urticahaare bis 40° C. und darüber zeigte ihm das Protoplasma dieselben Formveränderungen, die bei der Abkühlung ebenfalls wieder verschwanden. Bei Tradescantia virg. konnte er ähnliche Erscheinungen nicht hervorrufen, sondern nur die von Heidenhain beobachteten constatiren. Dagegen fand Kühne[1]) auch bei Tradescantia bei gewissen Einwirkungen elektrischer Ströme keulen- und papillenartig vorspringende Auswüchse sich bilden, was aber fast immer unmittelbar vor der Tödtung eintrat. Solange das Protoplasma noch nicht in Schollen und Klumpen zerfallen, die »Molecularbewegung« noch nicht eingetreten ist, kann man nach Kühne sicher sein, dass die Bewegung wieder beginnen wird, wenn auch erst nach längerer Zeit (was Jürgensen vielleicht nicht beachtet hatte); Kühne sah sie selbst erst nach 24 Stunden wiederkehren, wenn das Protoplasma bereits in farblose Kugeln und Klumpen verwandelt war. Wirklich getödtetes Protoplasma färbt sich (wie das in anderen Fällen: durch Hitze und Kälte und Reagentien getödtete) durch Imbibition des farbigen Zellsafts der Tradescantienhaare blau oder violett. Von besonderem Interesse ist Kühne's Mittheilung, wonach das Protoplasma der Tradescantiahaare, welche quer zwischen zwei spitzen Elektroden liegen, so dass die Ströme grösster Dichte nur durch einen Theil der Zelle gehen, auch nur theilweise, etwa in einem Viertel der ganzen Zellenlänge unter Bildung von Wülsten, Klumpen, Kugeln sich verändert, während die übrigen Theile des Fadennetzes ihre normale Form behalten; es dürfte daraus der Schluss zu ziehen sein, dass die Substanz des Protoplasmas weder den elektrischen Strom noch den dadurch bewirkten Reizzustand leicht fortpflanzt. Dasselbe ergiebt sich aus seinen Beobachtungen an Myxomyceten[2]). Er brachte das nackte Protoplasma derselben (von Didymium Serpula und Aethalium) auf einen mit den Platinaelektroden *PP'* belegten Objectträger (Fig. 9), so dass ein Theil ihres Körpers als Brücke über den Raum *u u* diente und die Verbindung des Stroms herstellte, während der übrige Körpertheil ausserhalb des Stromes auf dem Glase verblieb. Einzelne, nach und nach applicirte Inductionsschläge bewirkten in dem eingeschalteten Stück des Myxomyceten heftige Formveränderungen und Störungen der Körnchenströmung, während die der Strombahn ferneren Theile unbehelligt blieben; zuletzt lösen sich dieselben von dem abgestorbenen intrapolaren Aste ab und bewegten sich als Myxoamöben weiter.

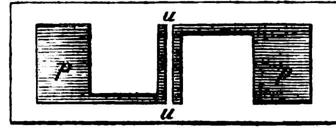


Fig. 9.

Ein Myxomycetenkörper, den Kühne (a. a. O. p. 79) zwischen zwei 4 Mill. von einander entfernten breiten Elektroden einem constanten Strome aussetzte, zeigte erst bei 6 kleinen Grove'schen Elementen eine Veränderung. Im Moment, wo er die Kette schloss; fand eine ruckweise eintretende Beschleunigung der Körnchenströmung statt, welche vom positiven zum negativen Pol gerichtet war, während die entgegengesetzt fliessenden für einen Augenblick still standen, oder auch etwas zurückwichen; dauernde Umkehrung der Körnchenströmung war durch den constanten Strom nicht zu erreichen. — Auch bei den Staubfadenhaaren von Tradescantia (a. a. O. p. 99) mussten 4 kleine Grove'sche Elemente

1) Unters. über das Protopl. u. s. w. 1864. p. 96.
2) a. a. O. p. 78.

angewendet werden, um mit dem constanten Strome Erfolge zu erzielen, die denen der Inductionsschläge ähnlich sind. Rasches Schliessen und Oeffnen der Kette oder Umlegen des Stromes bringt anfangs keine besonderen Veränderungen hervor. Unterbricht man aber den Strom öfter hintereinander, so steht zuletzt die Bewegung in den Zellen still, welche keine Elektrolyse des farbigen Saftes zeigen. In den Zellen an der negativen Elektrode färbt sich der Saft grün, an der positiven hellroth, welche Färbungen das getödtete Protoplasma rasch annimmt; der körnige Inhalt der Zellen sammelt sich grösstentheils in einer dem positiven Pole zugewandten Ecke. Inductionsschläge, die nicht zu stark sind, bringen keine derartige Elektrolyse hervor.

§ 28. Wirkungen auf bewegliche Gewebemassen. Nach einem Citate von F. Cohn[1]) haben »Pflüger und Schacht festgestellt, dass ein mässiger Inductionsstrom die Fiederblättchen von Mimosa pudica zusammenschlagen macht, so weit er den gemeinschaftlichen Blattstiel durchläuft. Dagegen haben schon Dreu und van Marum gefunden, dass starke elektrische Schläge die Reizbarkeit der Mimosa vernichten. Dass Galvanismus die reizbaren Staubfäden von Berberis gleich mechanischer Berührung zur Bewegung reizt, hat Nasse, dass starke elektrische Schläge diese Reizbarkeit vernichten, A. v. Humboldt nachgewiesen. Auf die Krümmung der Droserablätter durch den galvanischen Strom hat Nitschke aufmerksam gemacht.« Cohn selbst wendete, wie es scheint, denselben Inductionsapparat, den Jürgensen (§ 27 p. 77) benutzt hatte, zur Reizung der Staubfäden von Centaurea Scabiosa an, und richtete es so ein, dass der Inductionsstrom durch den Geschlechtsapparat selbst hindurchgehen musste. Um die Beobachtungen unter dem Mikroskope zu machen, wendete er ebenfalls eine der Jürgensen'schen ähnliche Einrichtung an. »Auf den Tisch des Mikroskops wird ein Hornring gelegt, an diesem zwei dünne, rechtwinkelig gebogene Kupferstreifen dergestalt aufgekittet, dass die Enden der kürzeren Schenkel horizontal auf dem Ringe liegen und bis zu einem Abstande von 10 Millimeter einander genähert sind. Ein Geschlechtsapparat wird nun dergestalt auf die beiden Kupferstreifen gelegt, dass er gewissermassen die Brücke zwischen denselben bildet und das Corollenende auf den einen, die Antherenröhre auf den anderen Streifen zu liegen kommt, die Filamente dagegen frei und ohne Unterlage zwischen ihnen sich befinden, so dass ihrer Ausdehnung und Zusammenziehung kein mechanisches Hinderniss entgegensteht. Durch zwei Wassertropfen, die man an den beiden Enden des Geschlechtsapparats auf die Kupferstreifen fallen lässt, wird eine vollkommene Leitung hergestellt. Die längeren Schenkel der Kupferstreifen sind vertical abwärts gebogen, und tauchen in zwei Quecksilbernäpfe, welche selbst wieder durch Dräthe mit den Elektroden der Inductionsspirale in Verbindung gesetzt werden.« Die beiden Beobachtungsmethoden ergaben Folgendes: In dem Augenblick, in welchem der Strom durch den Geschlechtsapparat hindurchtritt, verkürzen sich die Filamente genau ebenso, wie nach einer mechanischen Erschütterung; später dehnen sich die Fäden wieder aus, erreichen ihre der Ruhelage entsprechende Länge und können durch einen neuen Inductionsschlag verkürzt werden. Wurde durch Verschiebung der secundären Spirale des Apparates die

1) Contractile Gewebe im Pflanzenreich, aus den Jahresber. der schles. Gesells. f. vaterländ. Cultur. 1861. Heft I. p. 24.



Stärke der Inductionsschläge verändert, so ergab sich, dass schon schwache Ströme die Verkürzung der Filamente veranlassen, bei namhafter Verstärkung des Stromes werden sie getödtet, d. h. sie verkürzen sich plötzlich, ohne sich später wieder zu verlängern, vielmehr erfolgt eine langsame fernere Verkürzung.

Kabsch[1]) bediente sich eines Ruhmkorff'schen Apparats mit einem Grove'schen Element. Am empfindlichsten gegen die Inductionsschläge verhielt sich das Gynostemium von Stylidium graminifolium und adnatum: ein schwacher Strom, bei fast ganz ausgezogener Nebenspirale, übte einen, dem mechanischen Reiz vollkommen gleichen Einfluss aus; bei öfter gereizten oder älteren Organen ist die Reizbewegung langsamer. Ein stärkerer, die ganze Pflanze durchlaufender Strom brachte eine Art Lähmung hervor; die Geschlechtsapparate wurden unbeweglich, auch für mechanische Erschütterung unempfindlich, nachdem sie aus dem Bereich des elektrischen Stromes gebracht waren; nach $1/2$ Stunde aber trat die Beweglichkeit und Empfindlichkeit wieder ein. Zur Tödtung des Organs war es nöthig die inducirende Wirkung der ganzen Hauptspirale eintreten zu lassen. »Merkwürdigerweise waren aber auch die Geschlechtsapparate derjenigen Blüthen eines Blüthenstandes, welche zur Zeit der Einwirkung der Elektricität sich noch im Knospenzustande befunden hatten, bei ihrer späteren, sonst normalen Entwickelung nicht mehr reizbar, während die Blüthen der übrigen Blüthenstände desselben Exemplars sich nach wie vor verhielten«. Weit weniger empfindlich fand er die Staubfäden von Berberis und Mahonia; hier veranlasste ein Strom, der dort tödtete, nur den Bewegungsreiz; bei den Gynostemien von Stylidium fand die Tödtung ohne vorhergehende Bewegung statt, hier dagegen nahmen die Staubfäden bei tödtender Einwirkung immer erst die gereizte Stellung an. Die belebende Wirkung der Inductionsschläge, welche Kabsch an den Seitenblättchen von Hedysarum gyrans fand, wurde schon oben erwähnt; es ist hier nachzutragen, dass bei der Maximumwirkung des Apparats während kurzer Zeit die Endblättchen sich wie zur Nachtstellung senkten; wenn umgekehrt diese Blättchen sich in der Schlafstellung befanden und dann einem nicht zu heftigen Strom ausgesetzt wurden, so war nach längerer Einwirkung ein geringes Heben derselben wahrzunehmen; bei Oxalis, Acacia, Robinia u. s. w. konnte dies nicht beobachtet werden. Bei diesen Beobachtungen wurde der Inductionsschlag nicht direct auf die betreffenden Organe geführt, sondern der eine Leitungsdrath an einer im Erdboden befindlichen Kupferplatte, der andere mit hakenförmig gekrümmtem Ende ungefähr in der Mitte des Stengels an einem Aste befestigt und die Berührung durch einen Tropfen Wasser vervollständigt. Wenn er auch nur schwache Inductionsströme auf die Blattkissen und Seitenblättchen selbst anwendete, so wurde die Bewegung sofort gehemmt, das Blättchen senkte sich mit der Spitze abwärts, ohne getödtet zu sein; es blieb wochenlang ohne zu welken, hängen; die Tödtung sammt ihren Folgen trat aber nach einem starken direct hindurch gehenden Strome ein; ähnlich war es bei den Endblättchen. In beiden Fällen zeigten sich an den Gelähmten aber noch lebenden Blättchen die Epidermis und ein Theil der Rindenschicht zerstört und braun gefärbt, das innere Gewebe noch gesund. — Bei dem Fruchtknoten von Helianthemum vulgare und

1) Bot. Zeitg. 1861. p. 358 ff.

den Narbenlappen von Mimulus guttatus mussten starke Ströme angewendet werden, um die Reizbewegungen zu produciren und sie treten überhaupt nur dann ein, wenn die reizbaren Organe selbst von den Inductionsströmen getroffen werden. — Bei Anwendung constanter Ströme fand Kabsch, dass die reizbaren Organe unter allen Umständen kräftiger auf Schliessung als auf Oeffnung der Kette reagirten. Die Wirkung constanter Ströme ohne Unterbrechungsvorrichtung bezeichnet er als gering.

§ 29. Ueber Elektrolyse von Pflanzenstoffen ist kaum irgend etwas Besonderes bekannt, was sich für das Verständniss der in der Pflanze stattfindenden chemischen Processe physiologisch verwerthen liesse. Die Veränderungen des Farbstoffs, welche Kühne in den Tradescantiahaaren unter dem Einflusse constanter Ströme beobachtete, wurden schon erwähnt. Nach Kabsch (a. a. O. p. 363) werden rothe Farbstoffe unter allen Umständen je nach der Intensität der Farbe entweder momentan, oder bei längerer Einwirkung des Inductionsstromes entfärbt. Es gilt dies nach ihm sowohl von dem rothen Farbstoffe der Blüthen und Hochblätter, welcher durch Alkalien blau, wie von dem der Stengelblätter und Cotyledonen, welcher dadurch grün gefärbt wird. An verletzten Blumenblättern von Aquilegia, Vinca, Viola, Delphinium und Campanula tritt nach dem Durchschlagen des Funkens statt des schönen Violettblau eine dunklere oder hellere blaugrüne Farbe auf. Die gelben Farbstoffe widerstehen lange und der des Chlorophylls scheint unempfindlich gegen Elektricität. Kabsch schreibt diese Wirkungen dem durch die letztere erzeugten Ozon zu. Becquerel[1]) referirt einen Versuch Davy's, der die Communication zweier mit destillirtem Wasser gefüllter Gefässe durch eine lebende Pflanze von Mentha herstellte. In einer der beiden Flüssigkeiten, welche mit dem negativen Pol einer Batterie verbunden war, fand er nach wenigen Minuten Kali und Kalk, in dem mit dem positiven Pole verbundenen Gefäss eine Säure, welche durch BaCl, CaCl und salpetersaures Silberoxyd gefällt wurde. Die Pflanze schien dabei unverändert; bei Verlängerung des Versuchs starb sie aber ab.

Becquerel's Angabe über die elektrolytische Behandlung von Stärke und Gummi ist nicht ganz klar. Ueber die Ausscheidung des Morphiums und der Meconsäure aus Opiumauflösung s. a. a. O. p. 363. Nach Gay-Lussac soll die Gährung von Traubensaft und Zuckerlösung durch Eintauchen zweier Platinelektroden beschleunigt werden, vielleicht durch den dabei aus dem Wasser entbundenen Sauerstoff (wie Becquerel bemerkt), der zur Vegetation der Gährungspilze nöthig ist. Alle diese Angaben reichen gerade hin, zu zeigen, wie wenig hier bekannt ist.

§ 30. Elektromotorisch wirksame Verhältnisse innerhalb der lebenden Pflanze. Gestützt auf die Erfahrungen der Physik lassen sich in der einzelnen Pflanzenzelle, in Gewebemassen und ganzen Pflanzen zahlreiche Ursachen denken, welche im mittelbaren oder unmittelbaren Zusammenhang mit den verschiedenen Vegetationsvorgängen das elektrische Gleichgewicht beständig oder gelegentlich stören, und da das Innere der Pflanze von leitenden Flüssigkeiten durchtränkt ist, so werden diese elektromotorischen Verhältnisse nicht sowohl zur Anhäufung freier Elektricität von höherer Spannung als vielmehr zu

1) Elemente der Elektrochemie; 1857. deutsch, Erfurt p. 363.



Strömen Anlass geben, welche jede local entstandene elektrische Störung sofort ausgleichen. In der einzelnen Zelle sind Zellhaut, Protoplasma und Zellsaft aus chemisch und physikalisch verschiedenen Atomen und Molecülen zusammengesetzt und zudem in beständiger Aenderung dieser Zusammensetzung begriffen, woraus Störungen des elektrischen Gleichgewichts sich entwickeln müssen. Betrachten wir grössere Gewebemassen, so finden sich auch hier sehr verschiedene gelöste und ungelöste Stoffe in gesetzmässiger Weise vertheilt, durch die Zellhäute gesondert, aber auch durch die imbibirende Thätigkeit derselben in Verbindung gesetzt, ähnlich wie die verschiedenen Flüssigkeiten eines galvanischen Elements durch das Thondiaphragma zugleich getrennt und verbunden sind. Es ist hier besonders die von mir constatirte Thatsache[1]) hervorzuheben, dass alkalische und sauerreagirende Säfte in bestimmter Vertheilung die Gewebe durchtränken, wodurch elektromotorische Verhältnisse gegeben sind, die sich nach Analogie der bekannten Becquerel'schen Kette dürften beurtheilen lassen. Der an Eiweissstoffen reiche Saft der dünnwandigen Zellenstränge der Gefässbündel reagirt in lebhaft vegetirenden Organen alkalisch, das umgebende, an Kohlehydraten, Fetten, Gerbstoffen u. s. w. reiche Parenchym ist vorwiegend sauer. Diese verschiedenen Säfte stehen aber durch die imbibirten Zellhäute in Verbindung und können so elektromotorisch wirken, wenn auch bei der günstigen Gelegenheit zur Ausgleichung jeder Spannung, die letztere sich niemals über einen kleinen Werth erheben wird. Ebenso gelang es mir zu zeigen, dass die jüngsten Gewebe der Wurzelspitze und der Knospen entweder alkalisch oder neutral reagiren, dass sie sonach, wie man annehmen darf, in einem elektromotorisch wirksamen Verhältniss zu dem sauren Parenchym der nächstälteren Theile sich befinden. Hier wo es sich zunächst nur um die Orientirung in dem Möglichen handelt, kann auch darauf hingewiesen werden, dass die elektrische Strömung auf die Diosmose durch imbibirte Häute einwirkt und so vielleicht die in der Pflanze stattfindenden Ausgleichungen elektrischer Störung als mitwirkende Ursachen der Stoffwanderung eintreten. — Betrachten wir ferner die im Boden eingewurzelte Landpflanze, die durch ihre Wurzeln an unzähligen verschiedenen Stellen Wasser und verschiedene Salze aufnimmt, so kann man sich des Gedankens nicht enthalten, dass auch hier elektromotorische Kräfte thätig sein müssen, die zu Ausgleichung durch Ströme Anlass geben. Dagegen geben die in der Luft ausgebreiteten Blätter beständig Wasserdampf ab, der sich aus den verschiedenen Lösungen der Zellsäfte entwickelt und unter solchen Umständen pflegt der entweichende Dampf die positive Spannung anzunehmen, die verdunstenden Zellen werden also die negative behalten, die sich hier allerdings fast augenblicklich ausgleichen kann. In gleichem Sinne wird die durch Sauerstoffathmung gesetzte beständige Verbrennung eines Theils der Pflanzensubstanz wirken müssen; die aus den nichtgrünen Theilen entweichende Kohlensäure wird hier, wie bei der verbrennenden Kohle, die positive Spannung mitnehmen, während bei der Sauerstoff ent-

1) J. Sachs: Ueber saure, alkalische und neutrale Reaction der Säfte lebender Pflanzenzellen, in Bot. Zeitg. 1862. Nr. 33. Als ausgezeichnete Objecte für die alkalische Reaction sind die Gefässbündelsäfte aller Theile von Cuburbita Pepo und der Wurzel von Beta vulgaris zu nennen; bei andern bedarf es besonderer in meiner Schrift angegebener Vorsichtsmaassregeln; unter allen Umständen aber ist ein völlig neutrales Lakmuspapier nöthig. Die früheren Angaben von Payen und Gaudichaud sind in der gen. Arbeit ausführlich berücksichtigt.

bindung aus den grünen Organen am Lichte das Umgekehrte geschehen wird. Es würden sich schliesslich noch die Temperaturunterschiede der verschiedenen Theile einer Pflanze, ferner der Druck, den die Zellen der sich gegenseitig spannenden Gewebe ausüben u. dgl. als mögliche Ursachen elektrischer Störungen im Pflanzenleibe denken lassen. — Ob sich nun im Inneren einer Zelle, eines Gewebes, einer Pflanze diese elektromotorischen Verhältnisse so gestalten, dass die einzelnen elementaren Wirkungen sich gegenseitig steigern oder ob sie sich gegenseitig zum grössten Theil aufheben, kann theoretisch nicht bestimmt werden, aus den wenigen vorliegenden Beobachtungen ergiebt sich nur, dass zwischen Wurzeln und oberirdischen Theilen, zwischen den inneren Geweben und der Epidermis ein Gegensatz besteht. Die bisher gemachten Betrachtungen haben aber keine Rücksicht auf die öfter geltend gemachte Vermuthung genommen, als ob in den Pflanzen ähnliche elektromotorische Anordnungen vorhanden sein müssten, wie sie der Thierkörper in seinen Nerven und Muskeln besitzt. Diese Vermuthung, obgleich als solche berechtigt, hat doch wenig Wahrscheinlichkeit für sich, wenn man bedenkt, dass die eigenthümlichen elektromotorischen Einrichtungen, deren Kenntniss wir Du Bois verdanken, eben nur den Nerven und Muskeln eigen sind, dass sie bisher in anderen thierischen Geweben nicht nachgewiesen, dass sie somit noch weniger in den davon sehr verschiedenen Pflanzengeweben zu vermuthen sind. Gerade durch die Gegenwart von Muskel und Nerv und ihre Functionen unterscheidet sich der Thierkörper von dem der Pflanze mehr als durch irgend ein anderes Merkmal und es fehlt daher jeder Grund zu der Vermuthung, dass in den Pflanzen etwas dem Muskel- und Nervenstrom Aehnliches vorkommen müsse. Die bisher darauf gerichteten Untersuchungen, sofern sie mit der nöthigen Kenntniss der maassgebenden Umstände angestellt wurden, haben in der That noch keine Spur einer derartigen Einrichtung wie Nerv und Muskel sie darbieten, in Pflanzen erkennen lassen, dagegen zeigen diese Beobachtungen hinlänglich, das auch in den Pflanzen elektromotorische Kräfte thätig sind, die aber auf die bekannten allgemeinen Regeln zurückgeführt werden können, ohne dass man nöthig hätte oder auch nur berechtigt wäre, in der Pflanze ein System von peripolaren Molekeln anzunehmen, welche in bestimmter Anordnung elektromotorische Kräfte nach aussen geltend machen, wie es bei Muskeln und Nerven geschieht. Dennoch ist damit die Möglichkeit nicht geläugnet, dass auch in der Pflanze bestimmte elektromotorische Anordnungen polarisirter Molekeln vorkommen können, nur würde man sie in ganz anderer Weise, als es bisher geschehen ist, aufsuchen müssen; es käme zunächst darauf an, die elektromotorischen Einflüsse zu beseitigen, welche aus den oben genannten zumal den chemischen Differenzen in der einzelnen Zelle wie im Zellgewebe entspringen. Da das Protoplasma der einzelnen Zelle oder eine Zellhaut im lebenden Zustande aus bestimmt geordneten Molekeln von wahrscheinlich bestimmter Form besteht, so liegt nichts Absurdes in der Vermuthung, dass durch diese Anordnung und Form der zusammengelagerten gleichartigen Molekeln auch elektromotorische Verhältnisse gegeben sein können, die sich in irgend einer Weise denen des Nerven oder Muskels analog gestalten könnten, jedenfalls bietet diese Vergleichung weniger Unwahrscheinliches, als wenn sie auf eine ganze Pflanze oder eine Gewebemasse, die aus den verschiedensten Zellen besteht, übertragen wird.

Die Versuche Pouillet's[1]), wonach die durch den Vegetationsprocess erzeugte Elektricität eine bedeutende Dichtigkeit annehmen könne, sind von Riess[2]) wiederholt, aber nicht bestätigt worden. Die von Wartmann[3]) und Becquerel[4]), welche in fast allen Puncten übereinstimmen, haben wie Buff hervorhebt, den elektromotorischen Einfluss der Pflanzensäfte auf die Platinelektroden u. A. nicht von den Ergebnissen ausgeschlossen. Dagegen erscheint Buff's Verfahren[5]) durchaus sicher. In Rücksicht auf die Thatsache, dass die Wurzel im feuchten Boden sich verbreitet, die Blätter aber immer (?) von einer hygroskopischen Feuchtigkeitsschicht bedeckt sind, setzte er die zu prüfenden inneren und äusseren Theile der Pflanze nur mit Wasser in Berührung. Zwei Bechergläser waren bis zu ½ Zoll auf dem Boden mit Quecksilber und dann nahe bis an den Rand mit Wasser gefüllt. Platindräthe, in Glasröhren eingeschmolzen, tauchten mit den amalgamirten Enden, die nur um einige Linien aus dem Glasrohre hervorragten, in das Quecksilber und waren am anderen Ende mit dem Multiplicatordrath verbunden. Die Schliessung der Kette erfolgte, wenn man zunächst einen Streifen nassen Löschpapiers in beide Gefässe tauchte: die Nadel blieb in diesem Falle unbewegt; ein geringer Zusatz von Kochsalz, Säure, Pflanzensaft in einem der Gefässe bewirkte sogleich einen Ausschlag der Nadel. Die durch einen Strom bewirkte Polarisirung der Quecksilberoberflächen konnte durch blosses Bewegen des Quecksilbers mit einem Glasstabe beseitigt werden. Um den elektrischen Zustand einer Pflanze zu prüfen, wurde dieselbe an Stelle des nassen Löschpapiers gebracht und nach jedem Versuche wieder durch dieses ersetzt, um den Zustand des Apparats zu prüfen. Die sorgfältig ausgewaschenen Wurzeln der Pflanze wurden in das Wasser des einen, die Blätter derselben in das Wasser des anderen Bechers eingetaucht: es trat stets eine Ablenkung der Nadel ein; sodann wurde die Pflanze in umgekehrte Lage gebracht und so die umgekehrte Ablenkung erhalten. Auf diese Weise wurden untersucht: kleine Bäumchen von Apfel, Pflaume, Tanne, Rosenschösslinge, Wolfsmilch, Senecio vulgaris, Beta, Daucus carota, Oxalis stricta, Reseda, Viola tricolor und odorata, Fragaria, Nicotiana, Gräser, Hauswurz, Agave americana, Opuntia, Acropera Laddigesii u. a. Obgleich die Ablenkung der Galvanometernadel verschieden stark war, so blieb doch der Sinn ihrer Richtung immer derselbe, nämlich einen Strom verrathend, der durch die Pflanze von den Wurzeln nach den Blättern lief; Länge und Grösse des Querschnitts, Saftigkeit der Pflanze, wodurch die Leitung beeinflusst wird, wirkten nur auf die verschiedene Stärke des Nadelausschlags. — Abgeschnittene Zweige, Stengel oder Blätter tauchten mit der Wundfläche in das eine, mit der Aussenfläche der unverletzten Blätter in das andere Gefäss: der Strom blieb auch hier in keinem Falle aus und seine Richtung ging immer von der verletzten Stelle durch die Pflanze zur Aussenfläche der Blätter: ausser den obigen wurden so geprüft: Eiche, Hainbuche, Nussbaum, Weide, Silberpappel, Paulownia imperialis, Ahorn, Oleander, Johannisbeerstrauch, Theestrauch, Spiraea, Weinrebe, Fichte, Cypresse, Pinus lanceolata, Wachholder, Kohl, Rettig, Mohn, Tropaeolum majus, Sedum tectorum und hybridum, Farrenkräuter u. s. w. Die genannte Strömung trat auf, mochte die Verwundung vor oder nach dem Eintauchen stattfinden. Abgerissene mehre Tage im Wasser gestandene Zweige, halb welke und abgefallene Blätter wirken minder kräftig aber im gleichen Sinne. Die Wirkung trat nicht immer augenblicklich ein, hielt aber bei sehr allmählichem Abnehmen selbst Stunden lang an. — Zwei an derselben Pflanze hängende Blätter erzeugten keinen Strom, wenn sie in die beiden Becher tauchten; wenn aber eines der Blätter eine Wunde besass, so ging der Strom von dieser durch die Pflanze zum unversehrten Blatt. Auch ein einzelnes Blatt gab einen Strom, wenn der Stiel nicht eintauchte, aber zwei Stellen des Blattes in den Bechern waren und die eine verletzt wurde; er ging auch hier von der Wunde durch das Blatt zur Oberfläche. Ebenso verhielten sich Blüthen und verschiedene Früchte. Auch an

1) Ann. de chim. et de phys. Bd. 35. p. 401 und Pogg. Ann. XI. p. 430.
2) Pogg. Ann. Bd. 69. p. 288.
3) Bot. Zeitg. 1851. Nr. 16.
4) Ann. de chim. et de phys. Bd. 31. 40.
5) Wöhler, Annalen der Chemie und Pharmacie, 1854. Bd. 89. p. 80 ff.

der grünen Rinde verhielt sich jede unverletzte Stelle positiv elektrisch zu einer verwundeten desselben Zweiges. Schon die unmittelbar unter der Epidermis liegenden Theile sind negativ zur Oberfläche; auch die Bildungsschicht (Cambium) ist negativ, ebenso Splint und Holz. Bei den Schwämmen (Agaricus campestris, nudus, muscarius, Lycoperdon gemmatum) war die Oberfläche des Hutes, die Aussenfläche des Stiels positiv, das Innere negativ. — Zwischen verschiedenen Stellen der Aussenfläche der Epidermis fand er keinen elektrischen Unterschied, ebenso keinen zwischen den inneren Theilen unter sich, welches Letztere wohl bei einer geeigneten Sonderung der alkalischen und sauren Gewebe anders sich herausstellen würde; die gelegentlichen Störungen des Gleichgewichts schreibt er zufälligen Umständen zu.

Buff zieht nun den Schluss, dass die beobachteten elektrischen Ströme keine ursprünglich in der Pflanze vorhandenen sein konnten, da man es in der Gewalt hatte, dieselben aufwärts, abwärts oder auch zur Seite zu leiten; ihre Richtung im Inneren hing ganz von dem willkürlichen Umstand ab, durch welches Blatt der leitende Kreis, in den ein Theil der Pflanze eintrat, geschlossen wurde; und ferner: Die ganze grüne blattartige Oberfläche der Pflanze befindet sich in einem dauernd positiv elektrischen Zustand, während die inneren Flüssigkeiten und die Wurzel negativ elektrisch sind; die elektromotorische Kraft, welche diese elektrische Ausscheidung bedingt, ist äusserst gering, sie steht mit dem Vegetationsprocess unmittelbar in keinem Zusammenhang und ist nur von dem chemischen Gegensatze des Wassers zu den Pflanzensäften abhängig. Die letzten dieser Sätze stützen sich auf seine noch folgenden Beobachtungen. Mit Benutzung des vorigen Apparats wurden zwei Bäusche Löschpapier, die mit Wasser getränkt und rechtwinkelig gebogen auf einer Glasplatte lagen so geordnet, dass sie mit den glattabgeschnittenen Vorderflächen über der Glasscheibe einander zugekehrt waren, ohne sich zu berühren, während die rechtwinkelig abwärts gebogenen Enden je in einen der Wasserbecher eintauchten. Die Vorderfläche des einen Bausches wurde nun mit verdünnter Schwefelsäure, Kochsalzlösung, Aetzkali, Saft von Aepfeln, Pflaumen befeuchtet und dann mit der Vorderfläche des anderen Bausches in Berührung gebracht. Jederzeit ging alsdann ein Strom von dem ersten Bausche durch die Berührungsstelle zu dem reinen Bausch über, der aber bald schwächer wurde und endlich aufhörte. Es scheint daher, sagt Buff. wenn eine wässrige Lösung auf beiden Seiten von Wasser begrenzt ist der Art, dass auf der einen Seite der Uebergang plötzlich, auf der anderen in allmählichen Abstufungen stattfindet, dass dann ein Strom entsteht, der nach der Seite des plötzlichen Ueberganges gerichtet ist. Dies Verhalten bietet nach ihm die Pflanze dauernd dar; die Epidermis bilde eine scharfe Grenze zwischen dem darunter liegenden Saft, von der Wurzel und den Wundflächen aus finde dagegen ein allmählicher Uebergang zum umgebenden Wasser statt. — Die von Buff benutzten Wurzeln waren offenbar mit tausenden von Wundflächen, d. h. mit zerrissenen Wurzelhaaren versehen, denn es ist unmöglich die im Boden erwachsenen Wurzeln ohne solche Verletzung von diesem zu befreien, und man könnte daher geneigt sein, die Uebereinstimmung der Wurzeloberfläche mit Wundflächen diesem Umstande zuzuschreiben: allein auch die völlig unverletzte Oberfläche der in Wasser entwickelten Wurzeln verhält sich gegen Aufsaugung von Flüssigkeiten, gegen Farbstofflösungen und übermangansaures Kali ganz ähnlich wie Gewebequerschnitte und so darf man annehmen, dass Buff's Angaben auch für unverletzte Wurzeln gelten; eine Prüfung derselben mit in Wasser gewachsenen Wurzeln wäre indessen doch wünschenswerth. Zur Nachweisung der sehr geringen elektrischen Spannung setzte Buff eine Kette von Blättern zusammen. Es wurden 12 Gläser mit Wasser gefüllt, in jedes eine ebenfalls Wasser enthaltende Thonzelle gestellt und saftige lange Blätter so angeordnet, dass das Stielende immer in das Wasser einer Thonzelle, die Blattspitze in das Wasser des folgenden Glases reichte. Die Spannung zwischen dem ersten Stielende und der letzten Blattspitze, war auch so noch sehr gering, »sie mochte kaum die Hälfte von der eines galvanischen Zink-, Kupfer-, Wasserelementes betragen.«

Zu ganz ähnlichen Resultaten gelangten Jürgensen und Heidenhain[1]), welche die Du

1) Studien des physiol. Instituts zu Breslau I. 1861. p. 104.



Bois'sche Methode anwendeten. Wurde ein Blatt von Vallisneria spiralis mit dem frischen Querschnitte und der Oberfläche wie ein Muskel oder Nerv behandelt, so zeigte sich ein in dem Multiplicatordrathe von der Oberfläche zum Querschnitt gehender Strom, der die Nadel bei verschiedenen Versuchen um 1°—30° ablenkte; doch nahm auch hier die Stärke des Stromes bald ab und wechselte in verschiedenen Versuchen ausserordentlich. Jeder neue Querschnitt belebte den elektrischen Strom. Zwischen Spitze und Oberfläche des Blattes zeigte sich kein Strom. Dies machte es ihnen ebenfalls wahrscheinlich, dass nur die chemische Differenz zwischen dem Zellsaft und dem die Blattoberfläche befeuchtenden Wasser die Ströme erzeugte; was folgendermaassen bestätigt wurde. Ein kleiner aus Fliesspapier angefertigter Cylinder wurde mit Wasser durchtränkt, an der einen Endfläche mit dem ausgepressten Zelleninhalt befeuchtet, und diese letztere mit einem, die Oberfläche mit dem anderen Zuleitungsbausch in Verbindung gesetzt. Die Nadel des Multiplicators zeigte bis 50° constanter Ablenkung, der Strom ging von dem destillirten Wasser durch den Multiplicator zum Zellsaft, entsprechend der Richtung an dem Blatte.

Den von Pouillet gemachten Versuch hat schon Becquerel[1]) kritisch beleuchtet. Pouillet stellte in 2 Reihen 12 gefirnisste Glasgefässe auf einen gleichfalls gefirnissten Tisch; sie wurden mit Gartenerde gefüllt, unter sich und mit der oberen Fläche eines Condensators durch Metalldräthe in Verbindung gesetzt, während die untere Fläche mit dem Boden in Berührung stand. In die Erde der Töpfe wurden Samen gesteckt. In den beiden ersten Tagen schwollen sie auf und es fand keine elektrische Wirkung statt; als die Pflänzchen aus der Erde hervorgekommen waren, besassen die Goldplatten einen Ueberschuss an positiver Elektricität. Demnach hatten die Gefässe die negative und die austretenden Gase die positive Elektricität genommen. Die Bemerkung a. a. O. »obgleich die chemischen Wirkungen umgekehrt waren, verhielt sich's des Nachts ebenso« beruht auf einem Irrthume, da es sich hier um einfache Keimungsvorgänge, nicht um Assimilation handelt. Die Körner, mit denen man experimentirte, waren Getreide, Kresse, Levkoyen, Luzerne. Nach Verlauf von 3—4 Tagen, reichte nur eine Secunde hin, um den Condensator zu laden. Soll der Versuch gelingen, so ist trockene Luft nöthig. Dass bei diesen Versuchen überhaupt die Vegetation eine Rolle spielte, kann nur aus der Angabe geschlossen werden, wonach die Elektricitätsentwickelung vor der Keimung nicht stattgefunden haben soll. Dies als richtig vorausgesetzt, kann man Becquerel's Erklärung annehmen; er nennt die Keimung mit Recht eine wahre Verbrennung; demnach müssen die elektrischen Wirkungen dieselben sein, wie bei einer Verbrennung. In der ersten Zeit, in welcher das gebildete Gas in der Erde bleibt, muss eine Ausgleichung der beiden entwickelten Elektricitäten stattfinden. Das kohlensaure Gas muss entweichen können, damit sich der Condensator lade. Mit Recht hält Becquerel diese Erklärung noch nicht für hinreichend, da auch die Verdampfung und die Veränderung der organischen Stoffe in der Erde der Töpfe elektrische Wirkungen bedingen konnten. — Riess, der diese Versuche wiederholte (Pogg. Ann. 69. p. 288) und nicht bestätigt fand, drückt sich doch sehr vorsichtig aus, indem er sagt, in den von Pouillet angestellten Versuchen *scheine* ihm die Annahme einer der Vegetation fremden Ursache der Elektricitätserregung nicht ausgeschlossen zu sein. Riess füllte eine vollkommen isolirte Messingschale oder häufiger eine Porzellanwanne mit Gartenerde die feucht gehalten und durch einen Messingdrath mit der messingenen Collectorplatte eines Condensators von 6 Zoll Durchmesser in Verbindung gesetzt wurde. Die Abgabe an die Collector- oder Condensatorplatte wurde an einem Säulenelektroskop geprüft. Vom März bis zum August 1844 liess er 11 mal Gartenkresse (Lepidium sativum) keimen und untersuchte den Condensator täglich, bis die Kresse die Höhe von 2 Zoll erreicht hatte. Häufig fanden sich Spuren von Elektricität im Condensator, aber *nicht von constanter Art*; einige Controlversuche mit unbesäeter Erde machten es sehr wahrscheinlich, dass jene elektrischen Spuren nicht von der Vegetation herrührten.

1) Elemente der Elektrochemie; deutsch, Erfurt 1857. p. 361.



IV.

Schwerkraft.

Vierte Abhandlung.

Wirkungen der Schwerkraft auf die Vegetation.

§ 31. Jedes Stofftheilchen, welches die Pflanze in sich aufnimmt, und welches innerhalb der Zelle und durch die Gewebe hindurch die mannichfaltigsten Bewegungen nach den verschiedensten Richtungen hin ausführt, unterliegt gleichzeitig dem beständigen Zuge abwärts, den die Schwerkraft der Erde darauf ausübt. Das Gewicht jedes Molecüls muss durch Kräfte überwunden werden, welche der Vegetationsprocess selbst erst aus dem Umsatz anderer Kräfte gewinnt. Demnach übt die Schwerkraft einen beständigen und jeden materiellen Punct der Pflanze treffenden Einfluss auf die Lebensvorgänge derselben aus, insofern sie Kräfte und organische Einrichtungen erforderlich macht, welche das Gewicht der kleinsten Theile überwinden. Die in einer späteren Abhandlung zu betrachtenden Einrichtungen in der Pflanze, welche den Zweck haben, die von den Wurzeln aufgenommenen Nährstoffe, zumal aber die grossen Gewichtsmengen von Wasser nicht nur aufzunehmen, sondern sie in die höchsten Theile der Bäume hinaufzudrücken, zu saugen und zu heben, sind ja nur insofern nöthig, als es gilt, das Gewicht dieser Stoffmassen durch andere, vermöge besonderer Organisationsverhältnisse erreichte Kräfte zu überwinden. Ausserdem erfordert aber die besondere Gestalt und Lebensweise sehr vieler Pflanzen noch ganz besondere Einrichtungen, um zu bestimmten Zeiten dem abwärts gerichteten Zuge der Gravitation entgegenzuwirken und den Organen der Pflanze diejenige Lage und Richtung zu geben, die zur Erfüllung ihrer Functionen nöthig ist: die sowohl auf als in dem Wasser schwimmenden Pflanzen bieten die mannichfaltigsten Beispiele für derartige Betrachtungen: die mit Luft erfüllten Intercellularräume nehmen hier ein Volumen an, wodurch das specifische Gewicht der ganzen Pflanze gerade so geregelt wird, dass sie ihrer sonstigen Lebensweise entsprechend bald unter dem Wasser bleibt, bald einzelne Theile über dasselbe zu heben vermag;

nicht selten sind gewisse Organe zu sinnreichen Schwimmapparaten umgebildet, welche die verschiedensten Abstufungen zeigen, von den Schläuchen der Utricularien abwärts bis zu den Fadenalgen, deren Filze durch die abgeschiedenen und in ihnen hängenbleibenden Sauerstoffblasen an die Oberfläche des Wassers gehoben werden. Viel verwickelter sind schon die Mittel, welche bei vielen Landpflanzen verwendet werden, um sie nicht unter dem Zuge ihres eigenen Gewichts zusammensinken zu lassen: Den Epheu würde das schwache Aufwärtsstreben des Stammes und seine Biegsamkeit zwingen, auf dem Boden hinzukriechen, wenn nicht seine jüngeren Stammtheile mit negativem Heliotropismus begabt wären, der sie an aufrechtstehende Stützen andrückt und wenn die so gestützten Theile nicht durch Adventivwurzeln, die auf der Schattenseite sich entwickeln, an der Stütze sich festklammerten; bei den mit Wickelranken versehenen Pflanzen ist Form, Stellung und Wachsthumsgang der Ranken selbst, sowie die kreisende Bewegung der jüngeren Stammglieder darauf berechnet, die reizbaren Organe mit benachbarten Stützen in Berührung zu bringen; die letztere veranlasst die Krümmungen der Ranken, vermöge deren sie sich um andere Gegenstände wickeln und so den schwachen Stamm wie mit Tauen nach verschiedenen Richtungen hin festbinden, der sonst unter der Wucht der Belaubung und der Früchte sich umlegen würde. Durch das eigenthümliche Wachsthum des Internodiengewebes der Schlingpflanzen wird die überhängende Stammspitze derselben im Kreise herumgeführt, bis sie an einer benachbarten Stütze sich anlegt und durch die Berührung gereizt diese umschlingt und sie umwickelnd an ihr emporwächst, um so den Halt für eine aufrechte Stellung zu finden, welche der dünne biegsame Stamm nicht anzunehmen vermöchte unter dem Gewichte der an ihm hängenden Organe. Sowohl die Rankenentwickelung als die kreisende Bewegung der Stammspitze, als auch die Reizbarkeit der Internodien für die Berührung einer Stütze finden sich erst dann ein, wenn die Pflanze nach der Keimung zu hoch und zu schwer geworden ist, um sich selbst aufrecht zu erhalten; wo bei sonst nahe verwandten Pflanzen, die eine einen hinreichend dicken und festen Stamm hat, um sich selbst zu tragen, da verkümmern die Ranken, wie bei Vicia Faba, während der schwache Stamm der Vicia narbonensis ausgebildete Ranken fordert. Es ist nicht nöthig, diese Beispiele, die sich leicht vermehren liessen, weiter zu verfolgen; die einfachste unbefangene Erwägung zeigt deutlich, dass hier, worauf es uns eben ankommt, ganz bestimmte weitgreifende Eigenthümlichkeiten der Organisation zur Geltung kommen, um das Gewicht der Pflanze für ihre sonstigen Functionen unschädlich zu machen. In den meisten anderen Fällen aber zeigen Stamm, Aeste, Blätter u. s. w. hinreichende Festigkeit, um trotz ihres Gewichtes die ihnen passende Lage aufwärts, schief oder horizontal beizubehalten, jene besonderen Einrichtungen sind dann unnöthig und darum nicht vorhanden. Aber die Organe des keimenden Samens, die Knospen und die sich entfaltenden Blätter haben nicht immer sogleich diejenige Lage, dass sie durch blosses Fortwachsen in der gegebenen Richtung, die ihnen nöthige Stellung gegen den Boden, das Licht und die Luft gewinnen könnten. Dazu sind besondere Einrichtungen nöthig, welche die sich entwickelnden Organe in die zu ihrer Function passende Richtung bringen; die Organe machen Krümmungen, biegen sich so lange, bis sie die nöthige Stellung angenommen haben; die so gewonnene Richtung der Organe hat unter allen Umständen eine



bestimmte Beziehung zur Richtung der Schwerkraft; also im Allgemeinen zur Lage des betreffenden Erdradius; diese Beziehung ist es vorzugsweise, aus der man schliessen darf, dass die Acceleration der Schwerkraft selbst die Richtung jener Bewegungen bestimmt. In welcher Art dies geschieht, soll im Folgenden dargestellt werden. Hier ist zunächst nur nöthig zu erwähnen, dass weiche, biegsame Gewebemassen, die sich wie eine breiartige Substanz verhalten, einfach dem Zug der Schwere folgen, während andere Gewebemassen aus verschiedenen gegen einander gespannten Schichten bestehen, deren Spannung sich ändert, wenn ihre Lage zum Erdradius sich ändert, woraus Krümmungen bestimmter Art folgen. In diesen Fällen wirkt die Schwere also auf die Anordnungsweise der bereits organisch gelagerten und verbundenen Molecüle; eine ganz andere Frage ist es aber, ob das Gewicht der kleinsten Theile sich auch da in irgend merklicher Weise geltend macht, wo es darauf ankommt, durch Theilung neue Zellen entstehen zu lassen und ihre morphologische Qualität zu bestimmen. Die Berechtigung zur Aufstellung dieser Frage liegt in der schon von Du Hamel gemachten Wahrnehmung, dass unter besonderen Umständen die Neubildung von Wurzeln an den abwärts gerichteten Theilen, die Neubildung der Blattknospen an aufwärts gerichteten sich überwiegend vollzieht.

Das Vorstehende zeigt, dass, wie es in der Natur der Sache liegt, die Beziehungen der Gravitation zur Vegetation sehr vielseitig, bald einfach bald sehr verwickelt sind, bald geben sich die Organe der Anziehung der Erde willig hin, um so ihrer Richtung folgend ihre Bestimmung zu erfüllen (Wurzeln, manche Stämme, auch Blattgebilde), bald wird die Schwerkraft selbst dazu benutzt, die Organe zu einer ihr entgegengesetzten Bewegung zu nöthigen (aufwärtswachsende Stämme). Von all den denkbaren, z. Th. ganz offen daliegenden Beziehungen, deren einige angedeutet wurden, haben aber nur wenige eine eingehende Untersuchung bis jetzt erfahren.

Dass die Schwerkraft überhaupt irgend welche Einwirkungen auf die Vegetation geltend macht, wird nach dem Eingangs Gesagten eines besonderen Beweises nicht mehr bedürfen; dass das Richtungsstreben der Wurzeln, Stämme, Blätter u. s. w. bald entschieden abwärts, bald aufwärts, bald schief zu wachsen, nicht in einem inneren Drange begründet sei, bedarf keiner Widerlegung, da jene Annahme auf einer Unklarheit beruht, deren Entwirrung durch die Anführung des Thatsächlichen von selbst eintritt.

§ 32. **Wirkungen der Schwerkraft auf die Spannungszustände der Gewebe.** Die verschiedenen Organe der Pflanzen haben das sehr energisch sich äussernde Bestreben, während ihres Wachsthums Richtungen anzunehmen, welche bestimmte Winkel mit dem Horizont ihres Standortes bilden. Dodart und Bonnet[1]) lenkten zuerst die Aufmerksamkeit auf diese Erscheinungen, aber auch der letztere verwechselte und vermengte dieselben noch mit den durch das Licht bewirkten Richtungsänderungen, die ihrer Natur nach keine geometrische und nothwendige Beziehung zum Horizont darbieten. Den ersten Schritt zur wissenschaftlichen Behandlung unseres Themas that aber schon Du Hamel, indem er durch zahlreiche Versuche feststellte, dass bei Keimpflanzen die Abwärtsrichtung der ersten Wurzel und das Aufwärtsstreben des Stengels weder durch den Ein-

1) Bonnet: Recherches sur l'usage des feuilles 1754. 2. Abhandlung.



fluss der Luft, noch der Feuchtigkeit, noch des Bodens, noch des Lichts bestimmt wird[1]. Schon De la Hire scheint nach einer Aeusserung Du Hamel's[2] die Schwerkraft als Ursache der entgegengesetzten Richtung von Wurzel und Stamm vorausgesetzt zu haben. Aber erst Knight[3] sprach dies entschiedener aus und lenkte die Aufmerksamkeit von Neuem auf diesen Gegenstand, dem er durch seine Rotationsversuche eine neue interessante Seite abgewann. Er nahm an, dass die der Abwärtskrümmung fähige Wurzelspitze noch weich und biegsam sei, ihre Substanz, im Begriff aus dem flüssigen in den festen Zustand überzugehen, werde von der Schwerkraft hinreichend afficirt, um die Wurzelspitze durch ihr eigenes Gewicht abwärts zu ziehen; dagegen beruhe das Wachsthum der zur Aufwärtskrümmung fähigen Stengeltheile auf Ausdehnung der zuvor schon organisirten Theile und die zur Aufrichtung der Knospe nöthige Biegung werde dadurch hervorgebracht, dass bei horizontaler oder schiefer Lage des Organs der nährende Saft, der Schwere folgend, sich an der Unterseite ansammele und sie zu einem stärkeren Wachsthum antreibe. Wenn diese der Wahrheit sich nähernde Ansicht weniger auf genauer Untersuchung als auf glücklicher Combination bekannter Verhältnisse beruhte, so suchte dagegen Dutrochet[4] auf vielseitige, aber leider nicht genaue Untersuchungen gestützt, die entgegengesetzte Wirkung der Schwerkraft auf wachsende Wurzelspitzen und sich streckende Internodien von einer entgegengesetzten Vertheilung der diosmotisch wirksamen Anordnungen in beiderlei Organen abzuleiten. Die anatomischen Prämissen seiner Ansicht waren aber ungenau, z. Th. geradezu falsch, seine Vorstellung von der Bedeutung der Endosmose für die Spannungszustände der Gewebe unzureichend. Dass Dutrochet's Theorie für solche Fälle ganz ungenügend war, wo es sich um die Stellung einzelliger Organe gegen den Horizont handelte, wurde schon von Wigand[5] hervorgehoben, dessen Erklärungsversuch übrigens an Klarheit und Ausführlichkeit hinter dem Dutrochet's zurückblieb und durch Hofmeister vollständig widerlegt wurde.

Die Unzulänglichkeit der hisher erwähnten Forschungen machte sich auch dadurch geltend, dass sie nicht einmal gestatteten die verschiedenen hierher gehörigen Erscheinungen auch nur unter der Form einer empirischen Regel zusammenzufassen; denn es war offenbar ein blosser Nothbehelf zum Zweck kürzerer Ausdrucksweise, wenn man sagte, die Wurzel habe das Streben abwärts, der Stamm ein solches aufwärts zu wachsen[6]. Die so gefasste Regel liess allzu viele Ausnahmen gelten, um auch nur als blosse Regel werthvoll zu sein. Ganz abgesehen davon, dass die Zweige, Blätter, Blüthen, Früchte dabei ausser Acht blieben, obgleich auch sie bei jeder Pflanzenart bestimmte Richtungen gegen den Horizont annehmen, kam ja auf jede abwärts wachsende Hauptwurzel ein ganzes Heer von Nebenwurzeln, die horizontal, schief, selbst aufwärts wachsen, und anderseits waren zahlreiche Fälle horizontal wachsender Stämme bekannt und

1) Phys. des arbres II. p. 137 ff.

2) a. a. O. p. 140 heisst es: »De la Hire explique la tendence des racines vers le centre de la terre par le poids du suc nurricier qui les remplit« etc.

3) Philos. Transactions 1860. p. 99.

4) Mémoires II. p. 1 ff.

5) Botan. Untersuchungen. Braunschw. 1854. p. 165.

6) So bei De Candolle Physiol. végét. II. p. 817.

Dutrochet hatte die Aufmerksamkeit wiederholt auf senkrecht abwärts gehende gelenkt[1]).

Erst dem Scharfsinn Hofmeister's war es vorbehalten, in einer Untersuchung[2]), welche zu den besten Leistungen auf dem Gebiete der Pflanzenphysiologie zählt, die hierher gehörigen Erscheinungen derart zu erforschen, dass man sie unter der fruchtbaren, Ursache und Wirkung verbindenden Ausdrucksweise eines Naturgesetzes zusammenfassen kann. Nach seiner Darlegung handelt es sich nicht mehr um einen scharfen Gegensatz von Wurzel und Stengel, der factisch in der früher angenommenen Art nicht besteht, sondern um den allgemein geltenden Unterschied spannungsloser und in Spannung befindlicher Gewebemassen, welche sowohl an der Wurzel wie am Stamm und allen anderen Organen sich finden können; die zeitliche und räumliche Vertheilung dieser Spannungsunterschiede des Gewebes sich entwickelnder Organe bestimmt den vorherrschenden Einfluss, den die Schwerkraft in dem einen oder dem anderen Sinne ausübt, und verschiedene Umstände können den Erfolg so modificiren, dass das ursprünglich vorhandene Streben nach verticaler Richtung thatsächlich zu schiefem, selbst horizontalem Wuchse führt.

Die hier folgende Darstellungsweise beruht ganz auf dem von Hofmeister entwickelten Gedankengange; selbstverständlich schliesse ich hier aber die Beweise für seine Theorie der Gewebespannungen aus, da in dem vorliegenden Buche eine besondere Abhandlung diesem Gegenstande gewidmet ist.

An den im Längenwachsthum begriffenen Organen können sich Stellen vorfinden, in denen die bereits gebildeten Zellen (innerhalb einer mehr oder minder langen Querscheibe des Organs) keinerlei Spannung gegen einander zeigen, sondern passiv neben einander liegen; ihre Zellhäute befinden sich im ersten Beginn des Wachsthums, sind dünn und weich und der ganze betreffende Gewebetheil kann mit einer breiartigen, sehr zähflüssigen Substanz verglichen werden. In diesem Zustande verhält sich das Gewebe dem abwärts gerichteten Zuge der Schwerkraft gegenüber passiv. Wenn solche Gewebestrecken sich unter- oder oberhalb der durch Zellvermehrung fortwachsenden Spitze befinden, so wirkt das Gewicht dieser letzteren bei schiefer oder horizontaler Lage des Organs derart, dass die weiche, breiige, biegsame Stelle abwärts gezogen wird. Man denke sich um dies zu versinnlichen, eine cylindrische Siegellackstange, an dem einen Ende festgehalten, das andere Ende horizontal freischwebend: es werde ein wenig rückwärts von diesem Ende die Substanz durch gelinde Erwärmung erweicht, ohne flüssig zu werden, dann genügt das Gewicht des Endstückes um an der weichen Stelle eine abwärts gerichtete Biegung zu bewirken. Je weicher die genannte Stelle ist, desto schärfer wird die Biegung sein. Wenn die weiche breiartige Gewebemasse dagegen die Spitze des Organs selbst mit einbegreift, so würde diese geradezu wie ein zähflüssiger Tropfen, wie das erweichte äusserste Ende der Siegellackstange sich verhalten. — In diesem spannungslosen, rein passiven Zustande befindet sich bei den meisten Keimwurzeln eine Querscheibe, welche oberhalb der Wurzelspitze, ausserhalb der starren

1) Ann. des sc. nat. 1846. V. p. 24.

2) Ueber die durch Schwerkraft bestimmten Richtungen von Pflanzentheilen, in Berichte der math. phys. Klasse der Königl. Sächs. Gesellschaft d. Wiss. 1860.



Wurzelhaube liegt, es ist diejenige Stelle, wo die sehr jungen Zellen eben anfangen in die Länge zu wachsen. In diesem Falle wird sich also das ganze Endstück der Wurzel, wenn sie horizontal oder schief liegt, mit unserer Siegellackstange, welche rückwärts vom freien Ende erweicht wurde, vergleichen lassen; wenn dagegen die breiartig weiche spannungslose Stelle der wachsenden Wurzelspitze so nahe liegt, dass sie noch von der starren Wurzelhaube mit umhüllt wird, so kann dadurch die Biegung vermindert oder ganz aufgehoben werden. Indessen sind diese Verhältnisse nicht auf die Wurzel beschränkt. Ich habe gezeigt, dass bei den Keimen von Allium Cepa und Phoenix dactylifera[1]) das aus dem Samen getretene Wurzelende dadurch senkrecht abwärts gerichtet wird, dass der Scheidentheil des Cotyledons, der hier zuerst in's Längenwachsthum übergeht, sich concav nach unten einbiegt, offenbar gezogen durch das Gewicht des überhängenden Wurzelendes. Die Einrichtung ist hier derart, dass das abwärts sinkende Stück noch die Basis der Cotyledonarscheide mit umfasst und die Knospe enthält, die ihrerseits sammt der ersten Wurzel durch jene Krümmung sogleich in die verticale Lage übergeführt wird. Fig. 9b. zeigt einige Keimungszustände von Allium Cepa; *A* den längsdurchschnittenen Samen mit dem Embryon und dem Endosperm *e*; *B* den Anfang der Keimung, die Wurzel und ein Stück des Cotyledons sind ausgetreten; *C* (Längsschnitt) ein weiter entwickelter Keim, dessen Cotyledon *c* sich scharf abwärts gekrümmt hat (*k* Knospe, *w* Wurzel); *D* eine dem Ende der Keimung nahe Pflanze mit dem knieförmigen Cotyledon *c* (*w* die Wurzel). Ein anderes Beispiel bieten die Blüthenstiele von Borrago officinalis, welche hinreichend weich und spannungsfrei sind, um unter dem Gewichte der Blüthe sich concav abwärts zu krümmen; und wahrscheinlich ist dies bei sehr vielen hängenden Blüthen der Fall. Ein sehr entschiedenes Streben, der Biegung der Schwerkraft abwärts zu folgen, haben die Papillen des Hymeniums von Hydnum imbricatum und repandum, die Röhren dessen von Boletus und die Lamellen der Agarici. Eine blosse Vermuthung ist es dagegen, wenn ich annehme, dass die Krümmungen anatroper und campylotroper Samenknospen zuweilen wenigstens dadurch herbeigeführt wird, dass das anfangs spannungslose Gewebe dem Einfluss der Schwere folgt; indessen können hier auch Spannungsdifferenzen eintreten, die dann den umgekehrten Erfolg bedingen. Dass bei fortwachsenden Stamm- und Zweigspitzen sich passiv biegungsfähige weiche Stellen finden können, ist jedenfalls nicht unwahrscheinlich und nach Hofmeister spricht nichts gegen die Annahme, dass z. B. die Abwärtslenkung der Knospenspitze der Ausläufer von Typha latifolia durch die unmittelbare Einwirkung der Schwerkraft auf das noch plastische Gewebe erfolge (es gilt dies zunächst nur von der Ausläuferknospe so lange sie zwischen Blattscheiden der Mutteraxe steckt). Die Blattknospe der keimenden Dicotyledonen (wie

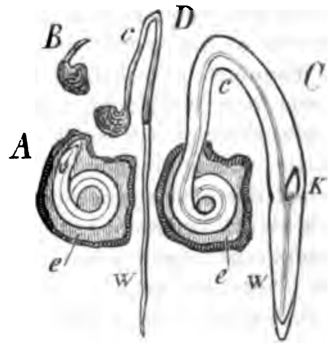


Fig. 9 b.

1) Botan. Zeitg. 1862. Abbildungen Taf. IX. Fig. 2 und 3 und Botan. Zeitg. 1863 Taf. III. Fig. II und III und Fig. 1 bis 6.

Phaseolus, Ricinus, Vicia, Tropaeolum u. s. w.) hängt an dem scharf abwärts gekrümmten Stengeltheil anfangs über, wahrscheinlich weil das Gewicht der Knospe die weiche Region des jungen Stammgliedes abwärts zieht. Der spätere Eintritt der Gewebespannung an dieser Stelle hebt die nickende Lage auf und richtet die Knospe empor. — Die Thatsache, dass auch einzellige Organe, wie die Wurzelschläuche der Nitellen, der Farnenvorkeime und Marchantiabrutknospen sich gleich vielzelligen Gewebemassen unter dem Zuge der Schwerkraft abwärts senken, worauf Wigand und Hofmeister zuerst Gewicht legten, beweist, dass es sich in beiden Fällen nicht um die Zellinhalte, sondern um die Biegsamkeit und Weichheit (Spannungslosigkeit) der Zellhäute selbst handelt. Bei einem vielzelligen Gewebe sind die sämmtlichen Zellhäute des abwärts gekrümmten Stückes in demselben Zustand, in welchem sich das an der Spitze fortwachsende Stück jener Wurzelhaare befindet. Aus dem spannungslosen, breiartig zähflüssigen Zustande der der Abwärtskrümmung fähigen Wurzelenden ist es auch leicht erklärlich, warum Wurzeln, welche auf eine horizontal im Boden liegende harte Fläche stossen, sich dieser wenn sie schief auf dieselbe treffen, nicht nur dicht anschmiegen, sondern sich sogar auf ihr ausbreiten, so dass die sonst cylindrische Oberfläche der Wurzel an der Berührungsfläche eben wird; ja zuweilen nimmt sie Bandform an, wenn sie sich durch enge Spalten drängt. Trifft die abwärts wachsende Wurzel im festen Boden, der keine seitliche Biegung der älteren Theile gestattet, auf ein Hinderniss, so schwillt dieselbe oberhalb der organischen Spitze wulstig auf, die weichen Theile werden unter dem vorwärts schiebenden Druck der sich streckenden älteren Zellen gegen die festgeklemmte Spitze gedrückt und müssen seitlich hervorquellen; derartige Vorkommnisse sind bei Topfpflanzen nicht selten.

Wenn das weiche, spannungslose Gewebe eines wachsenden Pflanzentheils, z. B. einer Wurzelspitze, gleichzeitig dem abwärtswirkenden Zuge der Gravitation und einer horizontal wirkenden Kraft ausgesetzt wird, so wird die Biegung eine der Resultante beider Kräfte entsprechende Lage annehmen; dies geschieht, wenn man nach dem Vorgange Knight's keimende Samen um eine senkrechte Axe in horizontaler Ebene rotiren lässt; die dabei entwickelte Centrifugalkraft wirkt horizontal auswärts und sucht die Wurzelspitze, die an dem weichen Theile so zu sagen beweglich ist, hinauszuschleudern; ähnlich, wie die Kugel eines Fadenpendels unter solchen Umständen einen der Grösse der Centrifugalkraft entsprechenden Schwung auswärts erhält und der gespannte Faden eine aus der Schwerkraft und der Centrifugalkraft resultirende Richtung annimmt, so wird es auch bei dem weichen Wurzelstück sein. Selbstredend wird mit zunehmender Geschwindigkeit der Rotationsbewegung die dadurch gesteigerte Centrifugalkraft eine immer mehr der Horizontalen zuneigende Wurzelrichtung herbeiführen.

Wenn die bisher allein in's Auge gefasste Gewebeparthie eines sich verlängernden Organs wenig älter geworden ist, so verlieren die Zellhäute (bei einzelligen die Zellhautstellen) ihre frühere Geschmeidigkeit und es stellt sich ein neuer Gleichgewichtszustand in dem betrachteten Organtheile her. Die durch das Wachsthum veranlasste Aenderung ist nämlich eine sehr verschiedene in den verschiedenen der Axe parallelen Gewebeschichten; die einen fahren fort, durch selbständiges Wachsthum sich zu verlängern, die andern lassen bald

nach, oder ihre selbständige Verlängerung ist langsamer. Die in solcher Art verschiedenen Schichten sind aber mit einander verwachsen und müssen einander in einen Zustand gegenseitiger Spannung versetzen. Wir können uns, um eine einfachere Ausdrucksweise zu gewinnen, die Sache immer so denken, als ob die einen Gewebeschichten gar kein selbständiges Ausdehnungsstreben besässen und dann die der Wachsthumsaxe parallelen Partien in solche mit selbständigem und ohne selbständiges Ausdehnungsstreben eintheilen. Bei einzelligen Organen, z. B. den in rascher Streckung begriffenen Internodien der Nitella, den Vaucheriaschläuchen ist der in activer Ausdehnung begriffene Theil die innere Schichtenmasse der Zellhaut, die Cuticula hat aufgehört sich selbständig zu dehnen und da sie mit jener verwachsen ist, so wird sie passiv mitgedehnt und zwar so lange bis ihre Elasticität gerade hinreicht, um dem Ausdehnungsstreben jener das Gleichgewicht zu halten; das Organ ist daher kürzer als es vermöge der inneren Zellhautschichten allein sein würde, es ist aber länger als die Cuticularschicht für sich genommen sein würde; seine wirkliche Länge ist der Ausdruck der gegenseitigen Spannung der concentrischen verschiedenen Schichten. Bei vielzelligen Organen tritt an die Stelle der Cuticula die vielzellige Epidermis mit ihren Cuticularschichten, an die Stelle der expansiblen inneren Zellhautschichten der Nitellaschläuche haben wir uns in diesem Falle das saftige Parenchym zu denken. In den allermeisten Fällen tritt aber auch eine weitere Complication hinzu, indem das Parenchym von vereinzelten Gefässbündeln durchzogen ist oder durch einen Gefässbündelring in Mark und Rinde gesondert wird. In allen Fällen aber verhalten sich die verholzenden Parenchymmassen der Gefässbündel ähnlich wie die Cuticula, sie verlieren ihr actives Ausdehnungsstreben und folgen, so weit es ihre Elasticität erlaubt dem Zuge des sie umgebenden Parenchyms. Nennen wir der Kürze wegen das selbständig durch eigene Kräfte sich ausdehnende Parenchym oder die entsprechenden inneren Zellhautschichten einzelliger Organe mit einem gemeinsamen Ausdruck: »Schwellkörper«, die passiv dehnsamen Partien in allen Fällen (Cuticula, Epidermis, Gefässbündel) »passive Schichten«, so lässt sich nun Folgendes aussagen:

Wenn der spannungslose, breiartige, der Schwerkraft passiv gehorchende Gewebetheil eines fortwachsenden Organs älter wird und ein rasches Längenwachsthum zu zeigen beginnt, so sondern sich die parallel der Wachsthumsaxe liegenden Schichten in schwellende und passiv gedehnte. Wenn das Organ in diesem Zustand mit dem Horizont einen schiefen Winkel bildet, oder selbst horizontal liegt, so erfährt es eine concav nach oben gerichtete Krümmung der Art, dass die freie fortwachsende Spitze emporgerichtet wird so lange bis die über der gekrümmten Stelle liegenden Theile senkrecht stehen, oder so lange bis der aufrichtenden Kraft durch das Gewicht überhängender Theile das Gleichgewicht gehalten wird. Ist letzteres hinreichend gross, so kann selbstredend trotz der aufrichtenden Kraft im Gewebe das ganze Organ dennoch zur horizontalen Lage niedergedrückt werden, oder selbst eine Krümmung abwärts, wie ein an einem Ende beschwerter elastischer Stab, annehmen. — Die factisch eintretende Aufwärtskrümmung oder das Streben dazu wird, wie Hofmeister zeigte, dadurch hervorgebracht, dass die Unterseite des schief gestellten Organs sich stärker verlängert als die Oberseite; daher wird jene convex, diese concav. Die stär-

kere Verlängerung der unteren Längshälfte[1]) wird aber nicht durch eine Zunahme des Ausdehnungsstrebens des Schwellkörpers, sondern durch zunehmende Dehnbarkeit der unteren passiven Schicht hervorgebracht. Der von Hofmeister dafür gelieferte Beweis ist folgender: Wäre die grössere Activität der unteren Seite des Schwellkörpers die Ursache der Aufwärtskrümmung, so müsste nach Wegnahme der passiven Schichten die Krümmung noch zunehmen; ist dagegen die vermehrte Dehnbarkeit der unteren passiven Schicht die Ursache der Verlängerung der Unterseite, so wird nach Wegnahme der passiven Schichten die Krümmung des nun befreiten Schwellkörpers abnehmen oder sich ganz ausgleichen müssen. Letzteres aber trat factisch ein, als er ein aufwärts gekrümmtes Blatt von Allium Cepa seiner Epidermis entledigte. Die Krümmung aufwärts wird also dadurch bewirkt, dass bei gleichvertheilter Activität des Schwellkörpers die Dehnbarkeit der passiven Schicht der Unterseite sich steigert, so dass hier die entsprechende Partie des Schwellkörpers sich factisch stärker dehnen kann als auf der Oberseite. Die Kraftquellen für den ganzen Vorgang liegen also doch im Schwellkörper, ein Theil der früher in ihm vorhandenen Spannkraft ist in lebendige Kraft umgesetzt worden, welche dazu verbraucht wurde, die untere passive Schicht zu dehnen und so das ganze Organ zu krümmen.

4 Beruht nun die Fähigkeit, wodurch zufällig gegen den Horizont schief gestellte Organe sich aufrichten und senkrecht auf denselben stellen (oder zu stellen streben, so weit andere Kräfte es zulassen), auf den angedeuteten Spannungsverhältnissen und auf ihren Aenderungen durch eine senkrecht zum Horizont wirkende Kraft, so wird jedes Organ, welches derartige Organisationsverhältnisse bietet, gleichgiltig welches sein morphologischer Charakter sei, auch Aufwärtskrümmung zeigen müssen, wenn es aus seiner senkrechten Lage abgelenkt wurde. Eine schlagende Bestätigung findet diese Folgerung durch die von Hofmeister entdeckte Thatsache, dass alle wachsenden Wurzeln die Eigenschaft haben, sich aufwärts zu krümmen und zwar in denjenigen Regionen, welche oberhalb der weichen Stelle liegen, wo die Abwärtskrümmung stattfindet, also älter als diese letztere sind. Mit anderen Worten: dieselbe Querscheibe eines sich verlängernden Organs, welche während einer bestimmten Entwickelungsphase dem Zuge der Schwerkraft abwärts passiv folgte, wird durch die weitere Entwickelung, durch das Auftreten der Gewebespannung einige Stunden später in einen Zustand versetzt, in welchem sie unter dem Einfluss der Schwerkraft sich aufwärts krümmt. So wie bei der Wurzel ist es an den ersten Internodien keimender Dicotylen: der Eintritt der Gewebespannung schreitet hier in dem jungen Stengel vom Wurzelhalse aus gegen die Knospe hin fort. Anfangs ist das Stengelgewebe weich genug um von der Last der Knospe knieförmig abwärts gezogen zu werden, die knieförmige Stelle rückt immer höher hinauf bis endlich, (meist erst nach dem Auftauchen aus der Erde) die Spannungen auch unmittelbar unter der hängenden Plumula sich im tragenden Internodium einstellen und nun die Aufwärtskrümmung bewirken, wodurch die Knospe aufgerichtet wird.

Da nun die verschieden alten Stellen eines wachsenden Organs durch die Schwerkraft bald abwärts bald aufwärts gekrümmt werden, da diese Stellen

1) Die Annahme, dass die Aufwärtskrümmung etwa durch Verkürzung der Oberseite eintrete, hat Hofmeister widerlegt, durch den unzweifelhaften Nachweis, dass die Oberseite sich ebenso, nur weniger verlängert als die Unterseite. (Hofmeister a. a. O. p. 181).



ihren Ort vermöge der Entwickelung beständig wechseln, da bald die eine bald die andere Fähigkeit überwiegt oder durch Nebenumstände unterstützt und gehindert wird, so muss sich aus diesen doch immer sehr einfachen Einrichtungen eine grosse Mannichfaltigkeit der Richtungen, Biegungen und Stellungen der Organe ergeben. Dass bei den unterirdischen Organen (Wurzeln, Ausläufer) die schief und senkrecht abwärts gehende Richtung vorwiegt, bei den oberirdischen Organen im Allgemeinen die schief und senkrecht aufwärts gehende Richtung sich stärker entwickelt, glaube ich 1) dem Umstande zuschreiben zu müssen, dass durch den Einfluss des Lichts (abgesehen vom Heliotropismus) die Energie der Spannungszustände im Gewebe gesteigert wird, während durch die unterirdische Finsterniss der breiartige, passive Zustand der jungen Gewebe begünstigt zu werden scheint; 2) würde sich auch bei gleicher Vertheilung der Spannungszustände auf unter- und oberirdische Organe noch ein Moment geltend machen, welches dahin strebt den ersteren vorzugsweise die absteigende, den letzteren die aufsteigende Richtung dauernd zu verschaffen. Die innerhalb des festen Bodens sich entwickelnden Organe können wohl mit ihrer weichen plastischen Spitze unter dem Zuge der Schwerkraft in die kleinen Zwischenräume eindringen wie eine dicke Flüssigkeit dies thun würde, aber das Streben zur Aufwärtsrichtung, welches erst an den älteren Theilen eintritt, kann sich meist gar nicht factisch geltend machen, da der zu hebende Theil von festem Boden umgeben ist; anders bei oberflächlich verlaufenden Nebenwurzeln, die zumal bei im Finstern vegetirenden Pflanzen häufig genug über den Boden hervortreten, sich aufrichten und dann mit der fortwachsenden Spitze wieder abwärts sinken (Zea, Phaseolus, Knollentriebe, Helianthus tuberosus u. s. w. im Finstern). Umgekehrt sind die Verhältnisse für die oberirdischen Organe: wenn auch die jungen Theile so lange sie noch spannungslos sind, abwärts hängen, so tritt doch später der Spannungsunterschied in ihnen ein und dann hindert sie nichts, sich aufzurichten und in dieser Richtung bleiben sie, weil nach dem Aufhören der Streckung die überhandnehmende Verholzung, sagen wir allgemein, das Starrwerden der Gewebe die einmal erlangte Form dauernd macht.

Diese beiden Umstände genügen um zu erklären, warum bei den oberirdischen Organen die Aufwärtsrichtung, bei den unterirdischen die Abwärtsrichtung vorwiegend und dauernd ist: die horizontale Richtung dürfte in beiden Fällen gleich häufig vertreten sein; sie trifft meist die appendiculären Organe, die ihrer ersten Entstehung nach horizontal aus den senkrechten Axentheilen hervorkommen und durch mannichfaltige Nebenumstände an einer energischen Auf- oder Abwärtskrümmung verhindert werden.

Bei den gewöhnlichen Laubblättern scheinen die Gewebespannungen des Stiels, der Lamina, der Nerven in verschiedenem Grade auf Ober- und Unterseite vertheilt zu sein, so dass auch bei sehr ungünstiger Verlegung derselben die durch Schwerkraft bewirkte Krümmung immer wieder dazu führt die Oberseite zenithwärts zu wenden. Genauere Untersuchungen sind darüber noch nicht angestellt worden.

Im Allgemeinen macht sich in der Vertheilung der spannungslosen abwärts krümmbaren und der gespannten aufwärtsstrebenden Gewebemassen die Nützlichkeitsbeziehung zum ganzen Lebensgang der Pflanze und den Bedingungen ihrer Erhaltung immer auffallend deutlich geltend, ähnlich wie bei dem Helio-

tropismus, dessen Wirkungen an den oberirdischen Organen mit denen der Schwerkraft sich gewöhnlich combiniren, um den verschiedenen Theilen diejenige Lage zu geben, die sie für ihre Function nöthig haben. Es ist eine nicht seltene Erscheinung, dass bei langgestreckten Organen einzelne Regionen von besonderer Ausbildung lange Zeit die Fähigkeit zur Aufwärtskrümmung behalten, während die zwischenliegenden Theile verholzen oder sonstwie starr und krümmungsunfähig werden; so bei den Blattstielen mit beweglichem Polster, z. B. bei den Papilionaceen, wo die Stengeltheile und der eigentliche Blattstiel bald erstarren, während die Polster ihre Krümmungsfähigkeit beibehalten; noch viel auffallender ist dies an dem Halme der Gramineen; die Internodien und Blattscheiden desselben sind für den Einfluss der Schwerkraft fast unempfindlich, aber die sogen. Knoten, d. h. die polsterartig aufgeschwollene Basis der Blattscheiden behält lange Zeit einen jugendlichen mit starken Spannungen ausgestatteten Zustand; werden die schlanken Halme durch Wind u. s. w. umgelegt, so bleiben die Internodien und Blattscheiden gerade, aber die Knotenpolster zeigen eine oft enorme Aufwärtskrümmung (die auch an Halmstücken im Finstern eintritt) bis zu dem Grade, dass zwei benachbarte Halmglieder fast einen rechten Winkel bilden, wobei die Unterseite des Polsters zuweilen mehr als die doppelte Länge der Oberseite annimmt. Dazu kommt, dass die solches bewirkende Kraft den oft 2—3 Fuss langen Gipfel des Halms sammt seiner Aehre emporzuheben hat, wobei die Last also an einem sehr langen, die Kraft an einem überaus kurzen Hebelarm wirkt; noch auffallender macht sich diese Leistungsfähigkeit bei Maisstämmen mit halbreifen Kolben geltend. Dagegen ist in manchen anderen Fällen die durch die Gewebespannung gegebene Kraft sehr gering und nicht im Stande, das Gewicht des überhängenden Endstückes zu tragen: das zwar vorhandene Aufwärtsstreben kann sich dann äusserlich nicht geltend machen und der Zweig hängt unter der Wucht der am langen Hebelsarm wirkenden Last abwärts; so bei der Hänge-Esche, die ihren Charakter der Länge und Dünnheit ihrer Zweige verdankt, wodurch die Belaubung an einem längeren und zugleich biegsameren Hebelsarm zu wirken im Stande ist als bei der gewöhnlichen Form. »Auf einem anderen Grunde beruht (Hofmeister a. a. O. p. 205) die wagerechte oder schräg abwärts gehende Wachsthumsrichtung gewisser Stengelgebilde, der Ausläufer von Typha, Sparganium, einzelner Sprossen von Equisetum z. B. Derartigen Sprossen ist ein frühes, unverhältnissmässiges Wachsthum in die Dicke gemeinsam. Nahe unter dem Vegetationspunct wird eine Anzahl dichtgedrängter Blätter angelegt, vor irgend welcher Streckung eines Stengelgliedes. Diese Streckung tritt dann, in einer bestimmten Zahl von Stengelgliedern vom Vegetationspuncte rückwärts, in je nur einem Stengelgliede plötzlich ein, und zwar mit ungewöhnlicher Lebhaftigkeit: die Streckung der Internodien ist an den unterirdischen Sprossen stärker als an den oberirdischen. Innerhalb des im Knospenzustande befindlichen Endtheils des Stengels mit dicht gedrängten Blättern bestehen keine merklichen Spannungsdifferenzen zwischen den verschiedenen anatomischen Systemen.« Ist nun die allererste Anlage solcher Sprossen abwärts gerichtet, oder werden sie durch die Entwickelung anderer Theile seitwärts und abwärts geschoben, so werden sie bei dem geschilderten Entwickelungs-



Fig. 10. Ein aufwärts gekrümmter Knoten von Triticum vulgare: von einem im Finstern horizontal aufbewahrten Halmstück.

gange in dieser Richtung fortwachsen, da sich im Boden die Hebung nicht geltend machen kann; liegen dieselben dagegen in Wasser, oder nimmt nach dem Absterben der Hauptaxe die Energie des Wachsthums zu, so krümmen sich die in Streckung begriffenen Internodien aufwärts, der Ausläufer wird zum aufstrebenden Laubspross [1]).

Sehr einfache und klare Beispiele für die Vertheilung der Fähigkeit passiver Abwärts- und activer Aufwärtskrümmung bieten die gestielten Hutpilze: der Strunk, in welchem eine eigenthümliche Gewebespannung von grosser Energie herrscht, krümmt sich, wenn er aus der verticalen Lage gebracht wurde kräftig aufwärts und stellt so den Hut horizontal; ist zu diesem Zweck der Strunk zu kurz oder sonstige Hindernisse im Wege, so bleibt der Hut in schiefer Lage und die Stacheln, Röhren, Lamellen des Hymeniums sinken dann in wenigen Stunden abwärts. Dagegen bringt die mit dem fortschreitenden Wachsthum rasch eintretende Verhärtung des Gewebes bei manchen Laubmoosen häufig eine auffallende Unempfindlichkeit gegen den Einfluss der Schwerkraft hervor; es ist nicht selten diese Pflanzen völlig horizontal aus senkrechten Felswänden, oder selbst schief abwärts wachsen zu sehen, ohne dass sie eine Krümmung aufwärts machen. Auf einer ähnlichen Ursache mag es beruhen, dass die Mistel, wie schon Du Hamel hervorhebt, keine oder doch sehr schwache Aufwärtskrümmungen zeigt.

Bisher wurde nur von den inneren Zuständen der Gewebe gesprochen und die äussere darauf einwirkende Kraft ohne Weiteres als Schwerkraft in Anspruch genommen. Es erübrigt daher noch, zwei Fragen in Betracht zu ziehen, nämlich 1) welche Gründe hat man, die Schwerkraft als das auf die Spannungszustände wirkende Agens zu betrachten und 2) wenn sie auch die Aufwärtskrümmung vermittelt, wie hat man sich alsdann diese Vermittlung vorzustellen; Fragen welche um so mehr einer Anregung bedürfen, als die erste bisher nicht hinreichend kritisch behandelt, die zweite aber noch gar nicht aufgeworfen wurde.

Es ist eine in der Literatur weit verbreitete Ansicht, die Rotationsversuche Knight's hätten zuerst den Beweis geliefert, dass die Schwerkraft es sei, welche die Richtung der Wurzel und des Stengels bestimme. Diese sonst so lehrreichen und wichtigen Versuchebe weisen aber doch höchstens, dass eine ungefähr vertical wirkende Kraft die Pflanzen afficirt und mehr nicht; dies aber bedarf gar keines derartigen Beweises, ja noch mehr, die Rotationsversuche, wie sie bisher angestellt worden sind, liefern nicht einmal den strengen Beweis, dass die fragliche Kraft wirklich senkrecht wirkt. Was Knight's Versuche in der That beweisen und worauf er selbst Werth legt, ist die Feststellung der Thatsache, dass eine äussere Kraft auf die Richtung der Pflanzentheile einwirkt, aber selbst zum Nachweis dieser Thatsache bedurfte es der Rotationsversuche nicht. — Soll nämlich streng nachgewiesen werden, dass eine Wirkung der Schwerkraft der Erde zuzuschreiben sei, so muss zweierlei bewiesen werden, 1) dass die Richtung der Kraft genau mit der Lage des Pendels an dem betreffenden Orte übereinstimmt und 2) dass die Intensität der fraglichen Kraft genau den bekannten Werth der Acceleration der Schwerkraft der Erde wieder giebt; beides ist bisher nicht bewiesen worden und wird durch Knight's Rotationsversuche weni-

1) Weitere Ausführungen darüber bei Hofmeister a. a. O. p. 206 und 207.

ger als durch sonst bekannte Verhältnisse wahrscheinlich gemacht. Wenn Knight's Versuche diese Beweise liefern sollten, so müsste man durch Rechnung zeigen können, dass die schiefe Richtung, welche horizontal rotirende Keimwurzeln und Keimstengel annehmen, durch Intensität und Richtung der Schwerkraft einerseits und der Centrifugalkraft anderseits genau bestimmt wird. Wenn man aber bedenkt, wie schwierig die Bestimmung der wahren Richtung eines so unregelmässigen Körpers, wie der Keimaxe, ist, so kann man eine Uebereinstimmung der berechneten und beobachteten Richtung nur als Zufall betrachten; in der That zeigen die von Wigand (a. a. O. p. 149) angestellten Berechnungen so grosse Abweichungen von den beobachteten Werthen, dass man füglich Alles andere nur nicht den gesuchten Nachweis daraus ableiten kann. Sowohl der Erfolg auf der horizontalen als der auf der senkrechten Rotationsebene zeigt nur so viel, dass die fragliche Kraft von unten nach oben wirkt, eine Thatsache, die durch Umlegen eines keimenden Samens, wie es Du Hamel that, sich ganz ebenso genau constatiren lässt. Die Rotationsversuche haben mit einem Worte einen strengen Beweis dafür, dass die fragliche Kraft die Schwerkraft sei, nicht geliefert und wenn es auf blosse Wahrscheinlichkeitsgründe ankommt, so stehen sie hinter anderen Thatsachen an beweisendem Werthe weit zurück. So weit es sich um die Abwärtskrümmung spannungsloser Gewebe z. B. mancher Wurzelspitzen, der Hymenien der Hutpilze u. s. w. handelt, machen dieselben so sehr den Eindruck weicher von der Schwerkraft, d. h. von ihrem eigenen oder fremdem Gewichte afficirter Substanzen, dass mir dies für den fraglichen Nachweis als Wahrscheinlichkeitsgrund hinreicht. Was anderseits die Aufwärtskrümmung der in Spannung befindlichen Gewebemassen betrifft, so zeigt die tägliche Beobachtung, dass eine ungefähr senkrechte Kraft dabei thätig ist; den einzigen Wahrscheinlichkeitsgrund dafür, dass diese Kraft wirklich nach dem Schwerpuncte der Erde gerichtet ist, kann ich gegenwärtig einzig und allein in der Thatsache finden, dass gleichartige Pflanzen unter allen geographischen Breiten und Längen dieselben Richtungsverhältnisse gegen den Horizont zeigen, und diese Thatsache selbst ist nur daraus zu schliessen, weil bisher Niemand das Gegentheil behauptet hat. Wäre es eine nicht von dem Schwerpuncte der Erde ausgehende Kraft, welche die Pflanzen richtet, so würden dieselben an verschiedenen Orten auffallend verschiedene Neigungen gegen den Horizont zeigen, was den Reisenden doch wohl aufgefallen wäre. In beiden Fällen betreffen die Wahrscheinlichkeitsgründe zunächst nur die Richtung der fraglichen Kraft, die, so weit der Augenschein lehrt, mit der der Schwerkraft hinlänglich übereinstimmt; für die Uebereinstimmung der Intensität der fraglichen Kraft aber mit der der Schwerkraft fehlt es an Wahrscheinlichkeitsgründen. Trotzdem bin ich ebenso, wie Andere davon überzeugt, dass wirklich die Schwerkraft es ist, welche die Abwärts- und Aufwärtskrümmungen der Pflanzen bewirkt, und zwar aus dem einfachen Grunde, weil nicht abzusehen ist, welche andere Kraft es thun sollte. Diese Wahrscheinlichkeitsgründe bezüglich der Natur der wirksamen Kraft werden aber durch die Knight'schen Rotationsversuche um Nichts vermehrt oder bekräftigt.

Die Wirkungsweise der Schwerkraft konnte oben wenigstens durch ein Beispiel erläutert werden, wenn es sich um das Hinabsinken spannungsloser Gewebe handelt; der Wunsch nach einer genaueren Kenntniss der dabei stattfin-

denden Vorgänge ist damit allerdings noch nicht befriedigt. Bezüglich der Aufwärtskrümmung lässt sich, gestützt auf Hofmeister's oben genannte Angaben über die Mechanik derselben, nur das aussagen, dass die passiven Schichten der convex werdenden Unterseite es sein müssen, welche die Wirkung der Schwerkraft unmittelbar erfahren: es bleibt nun zu erklären, wie es zugeht, dass an einem schief oder horizontal gestellten Organe die Schwerkraft dahin wirkt, die Elasticität der tiefer liegenden passiven Schichten in höherem Grade zu vermindern, als die der höher liegenden. Die durch die Schwere erzeugte Differenz der Elasticität der oberen und unteren Epidermis ist jedenfalls viel zu gross, als dass sie in einer ganz unmittelbaren Beziehung zu der Differenz der Entfernungen beider vom Schwerpuncte der Erde stehen könnte; vielmehr wird man annehmen müssen, dass die im Organe selbst liegenden Bedingungen jene Differenz der Elasticität herbeiführen, da die Intensität der Schwerkraft auf Ober- und Unterseite fast genau dieselbe ist. Würde nun die Aufwärtskrümmung durch eine stärkere Activität der unteren Seite des Schwellkörpers bewirkt, so könnte man, ähnlich wie es Knight that, an eine stärkere Ernährung oder auch nur an eine stärkere Einlagerung von Wasser in die Zellhäute dieser Seite denken; man könnte sich vorstellen, dass z. B. bei einer horizontal liegenden Stengelzelle von Nitella das ganze Gewicht des Zellsafts auf die Unterseite der Wand[1]) drückt und dass somit proportional dem Querdurchmesser der Zellenhöhle (hier Druckhöhe der Flüssigkeit) das Wasser in die Unterseite der Zellhaut hineingedrückt, zwischen die Molecüle derselben eingelagert würde, wodurch die letzteren auseinandergetrieben werden und eine active Verlängerung dieser Zellhautschicht bewirken. Von der einzelnen Zelle würde sich dieses Schema leicht auf einen vielzelligen Gewebekörper übertragen lassen. Aber diese Vorstellungsweise muss, wenigstens soweit es den ersten Anstoss zur Aufwärtskrümmung betrifft, aufgegeben werden; denn es kommt darauf an zu zeigen, wie die Dehnbarkeit der unteren passiven Schicht gesteigert wird. Ich glaube indessen, dass dieselbe Erklärungsweise mit einer Modificirung sich auch für diesen Fall anwenden lässt. Um den von Hofmeister aufgefundenen Verhältnissen Rechnung zu tragen, wollen wir die Annahme machen, dass die activen schwellenden Zellhautschichten sich beständig mit einem Maximum von Wasser aus dem Zellsafte durchtränken. Dies vorausgesetzt, denken wir uns eine einzelne cylindrische Zelle (z. B. von Nitella, Vaucheria) horizontal gelegt, so erhalten wir von oben nach unten folgende Schichten:

1) Passive Schicht (Cuticula der Oberseite);
2) Schwellkörper (innere Zellhautschichten);
3) Zellinhalt (Protoplasma und Zellsaft);
4) Schwellkörper (innere Zellhautschichten);
5) passive Schicht (Cuticula der Unterseite).

Die Zelle ist prall gefüllt und die inneren Zellhautschichten besitzen ein lebhaftes Imbibitionsstreben, wodurch das Wasser des Zellsafts mit grosser und gleicher

1) Diese ganze Vorstellungsweise beruht ebenfalls auf der von Hofmeister bewiesenen Thatsache, dass die active Ausdehnung des Schwellkörpers zunächst nicht auf einer Spannung des Zellsafts gegen die Zellhaut beruht, sondern dass sie zum grössten Theil in der gegenseitigen Spannung der Zellhautmolecüle selbst zu suchen ist (siehe Gewebespannung).



Kraft in die Schicht 2 und 4 eingelagert wird. Bei der horizontalen Lage des Systems aber kommt noch das Gewicht der Wassermolecüle hinzu. So gross auch die imbibirende Kraft der Schicht 2 und 4 sein mag, die Wassermolecüle werden dennoch ein Streben abwärts zu sinken durch die Schwerkraft erhalten. Dazu kommt, dass der Querdurchmesser des Zellsafts (Schicht 3) als Druckhöhe auf die Wassermolecüle in der Schicht 4 wirkt. Unter ihrem eigenen Gewicht und getrieben durch diesen Druck werden die Wassermolecüle der Schicht 4 hinabsinken und zwar um so mehr, als die Schicht 4 mit Wasser schon gesättigt ist und der durch das Hinabsinken erzeugte Verlust sogleich durch den Zellsaft ersetzt wird. Das Streben der passiven Schicht 1 und 5, Wasser in sich einzulagern ist sehr gering, eben desshalb wird ein kleiner Ueberschuss der Einlagerung in die Schicht 5 eine merkliche Differenz gegen Schicht 1 bewirken müssen. Dieser Ueberschuss der Wassereinlagerung in 5 wird aber hervorgebracht durch das Gewicht der Wassermolecüle in Schicht 4 und durch die Druckhöhe des Zellsaftes. Die Aufnahme von Wassermolecülen in die Schicht 5 muss die Anziehung der Substanztheilchen in Schicht 5 vermindern, d. h. ihre Elasticität verkleinern, oder ihre Dehnbarkeit erhöhen. Wenn diese Wassereinlagerung in 5 auch noch so gering ist, wenn der dadurch gewonnene Zuwachs an Dehnbarkeit auch noch so klein ist, so wird doch bei der starken Spannung zwischen 4 und 5 eine kleine Dehnung der Schicht 5 eintreten müssen. Dazu kommt noch, dass in einem wachsenden Organe, die active Spannung des Schwellkörpers beständig so gross ist, dass er die passiven Schichten bis über die Elasticitätsgrenze auszudehnen strebt; sobald dies nun in einem Augenblick geschehen ist, nehmen die Molecüle der Schicht 5 eine neue Gleichgewichtslage in grösserer gegenseitiger Entfernung an, und dadurch werden sie in den Stand gesetzt, abermals ein kleines Quantum Wasser zwischen sich aufzunehmen und die Schicht 5 wird abermals dehnbarer; so wiederholt sich der Vorgang von einem Zeitmoment zum folgenden und muss endlich zu einem merklichen Resultate führen. Es ist auch leicht ersichtlich, dass bei einem in horizontaler Ebene rotirenden Pflanzentheil die Centrifugalkraft mit der Schwerkraft sich combinirt, indem die Wassermolecüle nach der peripherischen Seite hinaus geschleudert werden und so eine stärkere Einlagerung auf der Aussenseite, also eine nach aussen convexe Krümmung entstehen muss.

Wenn der angedeutete Gedankengang richtig ist, so gilt er nicht bloss für die einzelne Zelle, sondern auch für vielzellige Gewebemassen, auf welche der Leser sie leicht selbst übertragen kann.

Dass eine von aussen her in ungefähr verticaler Richtung wirkende Kraft die wachsenden Pflanzentheile afficirt, wird am einfachsten bewiesen, wenn man, wie Du Hamel es that, Keimpflanzen in verschiedene Lagen gegen den Horizont bringt. Um die Lichtkrümmungen zu vermeiden, ist es nöthig die Pflanzen in Finstern zu lassen; um den Verdacht zu beseitigen, dass die ungleiche Vertheilung der Feuchtigkeit von aussen her krümmend wirken könne, genügt es die Pflanze in eine allseitig gleichmässig feuchte Umgebung zu bringen, was bei den Wasserpflanzen ohnehin von selbst geschieht. Ich finde die durch beistehende Abbildungen veranschaulichte Form des Experiments bequem und beweisend.

In Fig. 11 und 12 ist *u* eine Schüssel, welche mit feinem Sande gefüllt wird. Auf diesem steht ein Glasgefäss *F* mit Wasser *h*; ein Deckel *D* (Fig. 11) oder ein Kork *k* (Fig. 12) verschliesst das Gefäss, um den ganzen Raum mit Dampf gesättigt zu erhalten. Die Korke *k* dienen in beiden Fällen zum Einstechen eines dünnen Drahtes *d*, an dessen Ende der kei-

mende Same *S* befestigt ist. Die Glasgefässe werden mit den Recipienten *R* überdeckt; letztere bestehen aus dickem schwarz überzogenem Pappdeckel und werden mit dem unteren Rande

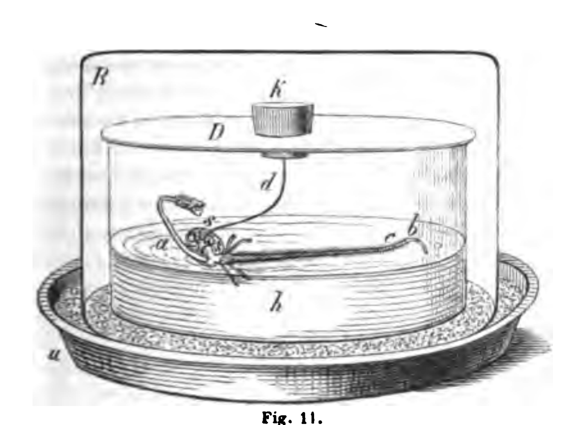


Fig. 11.

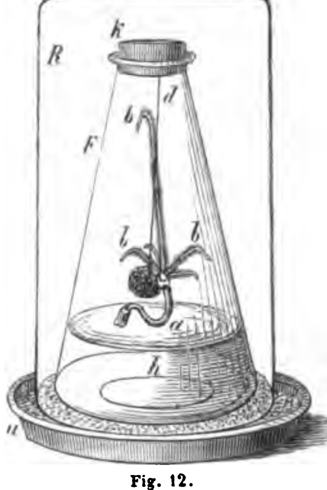


Fig. 12.

in den Sand der Schüssel eingebohrt. So erhält man einen sehr finstern Raum und da die Apparate leicht und klein sind, kann man sie noch leicht in einen grösseren finsteren Raum einstellen. Ist die Temperatur günstig, so kann man nach 6—10 Stunden die Recipienten *R* aufheben und ohne sonstige Störung den Erfolg in dem durchsichtigen Apparat beobachten. Die in unseren Figuren dargestellten Keimpflanzen von Tropaeolum majus haben bei ungefähr 12° C. eine Nacht in den Apparaten zugebracht. Der noch sehr junge Keimstengel bei *a* hat sich in beiden Fällen an seinem älteren mit Gewebespannung versehenen Theil aufwärts gekrümmt, der jüngere Theil desselben ist dadurch gehoben worden und wird seinerseits, da er noch spannungslos ist, durch das Gewicht der ersten Blättchen abwärts gezogen. Bei Fig. 11 war die Wurzel möglichst genau horizontal gelegt und am Anfang des Versuchs ging ihre Länge bis *b*; sie hat sich während des Versuchs verlängert und das zugewachsene Stück ist abwärts gesunken; das hinter der passiven Stelle liegende Stück bei *c* ist aber unterdessen in Gewebespannung übergegangen und hat eine Hebung bewirkt, wodurch die Spitze zuerst bis *b* gehoben wurde, von wo aus sie dann hinabsank. Bei Fig. 12 wurde die Pflanze umgekehrt senkrecht aufgehängt; die Hauptwurzel neigte schon etwas über und liess ihre während des Versuchs fortwachsende Spitze bei *b* hinabsinken; gleiches thaten die 4 Nebenwurzeln bei *b b*. — In dieser Form kann der Versuch 6—8 Tage fortdauern; bei Fig. 12 wachsen endlich die Wurzelenden hinab ins Wasser, der Keimstengel bis hinauf zum Kork.

Die plastische, der unmittelbaren Formveränderung durch die Gravitation fähige Beschaffenheit des Gewebes kommt allerwärts nur einem kurzen Querschnitte des Wurzelendes zu (Hofmeister a. a. O. p. 200). Dieser Querabschnitt ist infolge der Verhärtung der älteren Gewebe der Wurzel und der Zellvermehrung am Vegetationspuncte (innerhalb der Wurzelhaube) in stetigem Vorrücken begriffen. Die Entschiedenheit des Hinabsinkens wird durch die Länge des fraglichen Querabschnitts, durch die mehr oder minder grosse Weichheit desselben und die Dauer dieses Zustands bedingt. Die Beugung der weichen Stelle wird aber bald darauf durch die nun eintretende mit Gewebespannung verbundene Streckung der Zellen modificirt. War jene Beugung z. B. scharf knieförmig, so geht sie vermöge der Streckung in einen sanfteren Bogen über. Bei den Hauptwurzeln der Leguminosen und Cruciferen ist nach Hofmeister die beugungsfähige Strecke sehr kurz, unmittelbar dahinter tritt sofort eine starke Längsdehnung der Zellen ein. Bei den Luftwurzeln der Orchideen dagegen ist diese

Streckung unbedeutend, der plastische, weiche Querabschnitt ungefähr 0,5—1 Mill. lang, die Beugung einer solchen horizontal gelegten Wurzel an dieser Stelle ist plötzlich und scharf. Aehnlich verhalten sich die Adventivwurzeln der Keimpflanzen von Secale und Zea, die fragliche Stelle der Wurzeln erreicht hier 0,5—0,8 Mill. Länge, hinter ihr tritt aber eine namhafte Längsdehnung ein. Von besonderem Interesse sind folgende Ausführungen Hofmeister's (a. a. O. p. 201). Die in der bereits gegebenen Richtung erfolgende Streckung des nicht mehr plastischen Theils bedingt es, dass die Wurzeln zweiter und höherer Ordnung von der senkrechten Richtung abwärts so mannichfach abweichen; an Wurzeln zweiter Ordnung keimender Erbsen zählte er, unmittelbar bevor die junge Wurzel aus der Rinde der Hauptwurzel hervorbrach, in Richtung der Länge 33—59 Zellen, bei der Linse ebenso 24—33 Rindenzellen; eine wenig grössere Zellenzahl hat das entsprechende Stück dieser Nebenwurzeln, welches nach dem Auswachsen aus der Hauptwurzel senkrecht zu dieser steht, es umfasst bei der Erbse 46—61, bei der Linse 27—38 Rindenzellen; mit der 47—62., respective 28—39. Zelle beginnt die Beugung abwärts. Ist die schiefe oder horizontale Lage einer Nebenwurzel einmal gegeben, so kommt auch die Hebung an der mit Gewebespannung versehenen älteren Stelle in Betracht: »die schräg aufwärts wachsenden Wurzeln von Pothos longifolia und Latania borbonica machen einen abgeschälten Rindenstreif stark nach aussen concav; eine geschälte Wurzel, längsgespalten wird an den dem Längsschnitte zugewendeten Flächen beträchtlich concav. Aehnlich bisweilen die Wurzeln von Zea Mais, von denen die 2. und 3. Ordnung häufig aus dem Boden hervorkommen«. Bei schwachen Wurzeln höherer Ordnung kommt endlich noch der Umstand hinzu, dass bei der langsamen Zellenvermehrung an der Spitze die beugungsfähige Stelle zu kurz und in der starren Wurzelhaube eingeschlossen bleibt; die Wurzeln höherer Ordnung unterscheiden sich nach Hofmeister von denen niederer Ordnung bei Dicotyledonen deutlich dadurch, dass dort der Spannungszustand näher an der Wurzelspitze beginnt. »Die Wurzelmütze, welche bei Dicotyledonen überhaupt höher herauf an der Wurzel reicht, als bei Monocotyledonen und Gefässcryptogamen, erstreckt sich bei Wurzeln dritter Ordnung von Pisum sativum und Phaseolus vulgaris bis zu einer Stelle der Wurzel, deren Rindenzellen nahezu ihre volle Länge erreicht haben (also nicht mehr plastisch sind), ebenso bei aus der Erde genommenen Wurzeln höherer (unbestimmter) Ordnung von Helianthus annuus, Tropaeolum majus, Pinus sylvestris. An der Hauptwurzel der Keimpflanzen derselben Arten ist das Verhältniss ein anderes: die Zellen der Wurzelrinde haben am oberen Ende der Wurzelmütze kaum $1/8$ ihrer Länge. Die Annahme erscheint gerechtfertigt, dass in jenem Umstande der horizontale Verlauf der sogen. Tauwurzeln im Boden begründet ist«.

Die an sich schon unglaublich klingenden Angaben Pinot's und Payer's über das tiefe Eindringen der Wurzeln in Quecksilber, wurden schon durch Durand und Dutrochet widerlegt. Hofmeister (a. a. O. p. 203, wo auch die Literatur nachzusehen ist) knüpft daran die Frage, ob die Wurzelspitze innerhalb einer Flüssigkeit von grösserem specifischen Gewicht als ihr eigenes, eine Krümmung abwärts ausführen könne, was seine Versuche verneinen. Gegenüber dem Bedenken Wigand's (Wigand a. a. O. p. 140), wie es die Wurzel anfange in den Boden einzudringen, weist Hofmeister den wahren Sachverhalt nach, der hier nichts Befremdliches bietet: Das sehr kurze plastische Wurzelende senkt sich in die kleinen Poren des Bodens ein, etwa so wie eine zähe Flüssigkeit, sie wird dabei noch von hinten her gestossen durch die sich spannend ausdehnende ältere Region; hat die Spitze sich eingedrängt, so tritt bald die Dickenzunahme ein, wodurch der Boden auseinander gedrückt wird; und ist die Wurzel erst mit den Haaren ihrer älteren Theile mit dem Boden verwachsen, so wirken jene Momente desto ausgiebiger durch den so gewonnenen Rückhalt.

Zum experimentellen Nachweis der durch Gewebespannung bewirkten Aufwärtskrümmung der rückwärts von der plastischen Stelle der Wurzeln liegenden Region befestigte Hofmeister Keimpflanzen von Erbsen mit gerader Hauptwurzel von 22—30 Mill. Länge auf Brettchen, derart, dass diesen die Wurzeln dicht anlagen, indem er durch Cotyledonen und Wurzelhals Nadeln einstach. Die Brettchen wurden in gut schliessenden Blechkästen, deren Luft

mit Wasserdampf gesättigt war, horizontal hingelegt. Bei 11—13° R. hatten sich binnen 5—8 Stunden sämmtliche Wurzeln in Winkeln von 20°—30° über das Brettchen erhoben. Die Krümmung aufwärts war auf eine kleine Strecke etwa 10 Mill. vom Wurzelhals entfernt, beschränkt, der übrige gehobene Theil blieb gerade; eine Abwärtskrümmung der Spitze selbst wurde erst 10—18 Stunden später, nach beträchtlichem Längenwachsthum derselben, sichtbar. Ebenso bei Lepidium sativum, Vicia sativa, Zea Mais, deren Keimwurzeln nur 4—10 Mill. lang waren. Wurden längere Wurzeln demselben Versuch unterworfen, so trat die Hebung eine bestimmte Strecke rückwärts von der Spitze ein (siehe unsere Fig. 11), die Entfernung dieser activen Krümmungsstelle von der Spitze betrug

bei Lepidium sativum	1,5 Mill.	bis	3 Mill.
» Pisum sativum	5 »	»	11 »
» Vicia sativa	2 »	»	4 »

Indem ich die anderen von Hofmeister (a. a. O. p. 188) genannten Beispiele übergehe, hebe ich nur hervor, dass er bei Keimpflanzen von Pisum sativum binnen 18 Stunden eine Aufwärtskrümmung der Wurzel von 45—66° erhielt.

Bei der Nachahmung dieser Versuche sind minder Geübte darauf aufmerksam zu machen, dass es hier allein auf die eigentliche Wurzel ankommt, dass also das hypocotyledonare Stammglied gut befestigt werden muss, um dessen Aufwärtskrümmung von dem Resultate auszuschliessen.

Um die von mir oben im § erwähnte Empfindlichkeit der periodisch beweglichen Polster der Blätter der Papilionaceen z. B. von Phaseolus nachzuweisen, genügt es, Keimpflanzen in einem mit Erde gefüllten Topfe so weit wachsen zu lassen, bis sie die beiden Primordialblätter und etwa 1—2 der gedreiten Laubblätter entfaltet haben. Man kehrt dann den Topf um, stellt ihn mit dem Rande auf einen hinreichend weiten Glascylinder, so dass die umgekehrte Pflanze in diesem frei schwebt und bedeckt das Ganze mit einem grossen Recipienten von schwachem Pappdeckel. Nach 4 — 6 Stunden findet man die unteren Stielpolster scharf aufwärts gekrümmt; eine Stellung, die wie die Vergleichung aufrecht im Finstern stehender Pflanzen zeigt, nur der Schwerkraft zugeschrieben werden kann. Fig. 12 b stellt eine so behandelte Pflanze dar; die Polster P, P_1, P_2, welche bei aufrechter Stellung den Blattstielen die durch die Pfeile angedeutete Richtung geben würden, haben sich nach mehrstündiger Umkehrung in jäher Krümmung aufwärts gerichtet.

Fig 12. b.

Die concav abwärts gerichtete Krümmung der wachsenden Sprossenden von Ampelopsis und Vitis ist nach Hofmeister nicht durch das Gewicht der überhängenden Knospe bewirkt, sie beruht, wie es scheint, auf negativen Heliotropismus (a. a. O. p. 208); ob dasselbe auch von den Frühjahrstrieben der Carpinus Betulus u. a. gilt, ist unbekannt.

Ausgerüstet mit den Kenntnissen, die wir gegenwärtig von der Wirkung der Schwerkraft auf Pflanzentheile besitzen, ist es nun auch leicht, die zahl-

reichen Beobachtungen Bonnet's[1]) über die Richtung der Pflanzentheile zu verstehen, zumal ist auf seine Abbildungen Taf. 14 bis 18 zu verweisen; sie werden wenigstens dem Anfänger manches Lehrreiche bieten, z. B. die Aufwärtskrümmung der Blattstiele, auf die zuerst Calandrini hinwies, ferner die Thatsache (Taf. 18), dass wenn die sonst freie organische Spitze eines Stammtheils befestigt und der untere Stammtheil frei gelassen wird, sich der letztere vermöge der krümmungsfähigen Stellen erhebt und somit in eine vollständig unnatürliche Lage geräth etc.

Es bedarf kaum der Erwähnung, dass die Wirkungen sowohl der Schwerkraft als die der Centrifugalkraft um so entschiedener sich geltend machen müssen, je günstiger die Temperatur für die betreffende Pflanze ist; dieser Umstand beschleunigt die Zellenvermehrung und somit die Bildung plastischer Gewebemassen, aber auch die Streckung und die damit verbundene Gewebespannung wird gesteigert und durch letztere die Bedingungen der Aufwärtskrümmung hergestellt.

Ebenso lässt sich der Einfluss gesteigerter Ernährung auf die durch Schwerkraft bedingten Wachsthumsrichtungen, im Allgemeinen wenigstens, begreifen. Es ist eine bekannte Erscheinung, dass ein horizontal oder schief wachsender Zweig nach Wegnahme des Gipfels des Hauptstammes sich aufrichtet und so gewissermaassen den verlorenen Gipfel durch einen neuen ersetzt; bei sympodialer Stammbildung, bei dem regelmässigen Absterben der Terminalknospe des Haupttriebes und Ersatz derselben durch die nächste Seitenknospe ist dies sogar der natürliche Hergang. — Durch die Wegnahme des Gipfels wird die Zufuhr assimilirter Nahrung in den nächst unteren Seitenspross abgeleitet; dieser gewinnt so eine grössere Energie des Wachsthums, die mit der Geschwindigkeit des Wachsthums innig zusammenhängende Gewebespannung wird so gesteigert und die Bedingungen der Aufwärtskrümmung durch die Schwerkraft begünstigt. — In entsprechender Art wird auch das Hinabsinken der Wurzeln durch die Steigerung der Nahrungszufuhr begünstigt, wie man leicht an keimenden Eicheln beobachten kann: wenn hier die eigentliche Hauptwurzel sich wirklich ausbildet, so treten die Nebenwurzeln rechtwinkelig zu dieser, also horizontal hervor und wachsen aus den von Hofmeister entwickelten Gründen horizontal oder schief abwärts weiter. Wird dagegen die 2—5 Cm. lang gewordene Hauptwurzel abgebrochen, so bilden sich 1—2 Nebenwurzeln in einer der Hauptwurzel ähnlichen Weise aus; sie werden viel dicker als sonst die Nebenwurzeln zu sein pflegen, ihre Zellenvermehrung an der Spitze wird der der Hauptwurzel offenbar ähnlich, da sie die ganze Nahrungsmasse statt dieser an sich nahmen und so wird die Plasticität des Gewebes am wachsenden Ende hinreichend gesteigert, um diesen Ersatzwurzeln ein ebenso entschiedenes Abwärtsstreben zu verleihen, wie es an unverletzten Keimpflanzen nur die Hauptwurzel besitzt.

§ 32.b. **Gleichzeitiger Einfluss der Schwere und der Centrifugalkraft.** Die hier obwaltenden Verhältnisse würden bei einer genauen und eingehenden Untersuchung auf mathematischem Wege zu verfolgen sein; die bisher gemachten Beobachtungen erfordern aber zu ihrem Verständniss eine derartige Behandlung noch nicht und es genügt, von den hier eintretenden möglichen Fällen einige hervorzuheben. Um der Vorstellung der ziemlich verwickelten räumlichen Verhältnisse zu Hilfe zu kommen, kann man an der Peripherie einer kreisrunden mit einer durch ihren Mittelpunct gehenden Rotationsaxe versehenen Scheibe biegsame Drahtstücke befestigen, denen man bei verschiedenen Stellungen der Scheibe diejenigen Krümmungen ertheilt, welche Wurzelspitze und Internodien einer Keimpflanze in gleicher Lage annehmen müssten, wenn man die im vorigen § entwickelten Wirkungen der Schwerkraft und Centrifugalkraft darauf anwendet. Das Verhalten der Wurzelspitze lässt sich noch weiter versinnlichen, wenn man ein cylindrisches oder conisches Stück Siegellack in

1) Untersuchungen über den Nutzen der Blätter, deutsch von Arnold 1762. 2. Abhandlg.

geeigneter Lage auf der Scheibe befestigt, es soweit erwärmt, dass es teigig und biegsam wird und es dann dem Einflusse langsamer oder schneller, horizontaler oder senkrechter Rotation aussetzt. Man gewinnt durch diese einfachen Hilfsmittel eine genügende Anschauung der Erfolge, welche unter Voraussetzung der von Hofmeister dargelegten Principien an in Rotation begriffenen Keimpflanzen eintreten müssen, um die an Keimpflanzen wirklich beobachteten Erscheinungen damit zu vergleichen.

Nehmen wir zuerst an, die Rotationsaxe liege horizontal, die Rotationsebene stehe also senkrecht. Die biegsamen Drähte sind an der Peripherie in der Mitte ihrer Länge befestigt, die eine Hälfte des Drahts bedeutet den Stengel die andere die Wurzel oder speciell das Wurzelende und auf die an der Wurzel vorkommende Hebung nehmen wir der Einfachheit wegen keine Rücksicht: wir setzen aber voraus, dass wie es an der Pflanze wirklich geschieht, sowohl die aufwärts- als die abwärtskrümmungsfähige Stelle beständig fortrückt (sich von dem Anheftungspuncte des Drahtes entfernt) und dass dieses Fortrücken langsam geschieht, ferner, dass zum Eintritt einer Krümmung eine gewisse längere Dauer nöthig ist.

Wir nehmen nun zuerst den Fall an, dass die senkrecht stehende Scheibe sich sehr langsam und zwar nicht continuirlich, sondern mit Unterbrechungen fortbewegt; die Langsamkeit dieser Rotation sei so gross, dass die krümmenden Kräfte von Wurzel und Stengel an jedem Puncte der Bahn Zeit gewinnen, eine wirkliche Krümmung zu bewirken und dass bevor eine merkliche Verrückung der Lage eintritt, auch die krümmungsfähigen Stellen durch Wachsthum fortrücken. Centrifugalkraft kommt hier nicht ins Spiel, da die angenommene Bewegungsform eine solche nicht aufkommen lässt. Verrückt man diesen Annahmen entsprechend, die Scheibe z. B. immer um 45° und biegt jedesmal den Draht an der einen Hälfte senkrecht abwärts an der anderen senkrecht aufwärts, indem man bei jeder Biegung etwas weiter gegen das betreffende Drahtende hinrückt, so zeigt jede Drahthälfte nach einem Umgang eine Schraubenwindung, deren gebrochene Stellen sich abrunden würden, wenn man die Biegungen statt von 45° zu 45° immer nach Durchlaufung kleinerer Winkel vorgenommen hätte. Die der Wurzel entsprechende Spirale ist der des Stengels homodrom, sowohl wenn der ursprünglich gerade Draht parallel zur Rotationsaxe, als auch dann wenn er tangential zur Peripherie oder auch wenn er radial gestellt war. — Lässt man den Draht um sich selbst unter den obigen Bedingungen rotiren, so nimmt er dieselbe Gestalt an, wie in dem Falle, wo er auf der Peripherie der Scheibe parallel mit der Rotationsaxe angebracht war.

Als zweiten Fall denken wir uns nun, die senkrecht rotirende Ebene mache ihre Bewegungen wie vorhin stossweise, so dass keine Centrifugalwirkung entsteht aber so schnell, dass die entgegengesetzten Stellungen, unten, oben, rechts, links, erreicht werden, bevor eine Krümmung und bevor ein merkliches Wachsthum eintreten konnte; hier wird gar keine Krümmung eintreten können, da nach Voraussetzung der Draht, der uns die Pflanze vertritt, immer bereits in der entgegengesetzten Lage angekommen ist, bevor die der vorigen entsprechende Krümmung eintreten konnte. Als dritten Fall denken wir die Rotation nicht mehr stossweise, sondern continuirlich fortschreitend und die Geschwindigkeit eines peripherischen Punctes so gross, dass eine merkliche Centrifugalwirkung ent-

steht, und dass zugleich die krümmungsfähigen Theile die entgegengesetzten Stellungen (oben, unten, rechts, links) so rasch durchlaufen, dass die Schwerkraft keine merkliche Wirkung erzielen kann; der Erfolg wird nun der sein, als ob die Schwerkraft gar nicht vorhanden wäre und die Centrifugalkraft macht sich allein auf die krümmungsfähigen Theile geltend. Die weiche Wurzelspitze wird einfach wie ein Fadenpendel hinausgeschleudert und stellt sich radial auswärts; die activen, mit Gewebespannung versehenen Stellen des Stengels dagegen müssen nach aussen convex werden, die frei bewegliche Spitze (Knospe) neigt sich dabei dem Rotationscentrum zu; nach der oben von mir entwickelten Ansicht von dem Einfluss der Schwerkraft auf die Zunahme der Dehnbarkeit der unteren Epidermisseite können wir uns in diesem Falle vorstellen, die Molecüle der Zellflüssigkeit werden gegen die radial nach aussen liegenden Wandungen geschleudert, dringen in die passiven Schichten ein und bewirken so die Dehnbarkeitszunahme derselben; dass dies in radialer Richtung auswärts am stärksten geschehen muss, d. h. in Richtung der Centrifugalkraft selbst, liegt auf der Hand; hat sich dann ein Stück des krümmungsfähigen Stengels in die Richtung des Radius gestellt, so fällt jede Ursache einer weiteren Krümmung desselben fort. Die Pflanze nimmt also unter dem Einflusse der Centrifugalkraft bei Rotation in senkrechter Ebene eine Form und Lage an, als ob im Rotationscentrum eine Kraft wirkte, welche die Wurzel in radialer Richtung abstösst, die Knospe nach dem Centrum zieht. Als einen vierten Fall fassen wir eine continuirliche aber ungleichförmige Rotation ins Auge. Die rotirende am Umfang ungleich belastete Scheibe bewege sich so, dass ein Punct der Peripherie an der höchsten Stelle angekommen ein Minimum von Geschwindigkeit zeigt, von hier aus mit zunehmender Schnelligkeit abwärts sinkt, in der untersten Lage sein Geschwindigkeitsmaximum erreicht, und mit abnehmender Schnelligkeit auf der anderen Seite aufsteigt. Ein an diesem Punct befestigter Keim wird auf der einen Seite seiner Bahn dem Einflusse der Schwere längere Zeit unterliegen als auf der anderen und folglich eine Neigung abwärts an der Wurzel auftreten; dies wird noch dadurch unterstützt, dass auf der Seite der langsamen Rotation auch die Centrifugalkraft geringer ist als auf der entgegengesetzten Seite. Denkt man sich auf vielen Puncten der Peripherie einer so rotirenden Scheibe Keimpflanzen angebracht, so werden sie nach längerer Rotation sämmtlich mit ihren Wurzeln sich von dem schwersten Puncte der Peripherie mehr oder minder stark wegwenden, während ihm die Stengel unter verschiedenen Winkeln zustreben. Giebt man der Scheibe, nachdem der Effect eingetreten, die Stellung, welche sie beim Rotiren in dem Augenblicke der langsamsten Bewegung einnahm, nämlich so, dass der schwerste Punct der Peripherie oben steht, so müssen alle Keimpflanzen mit den Wurzeln schief abwärts zeigen; nur diejenige Pflanze, welche am anderen Ende des Durchmessers dem schwersten Puncte gegenüber liegt, wird radial, die Wurzel nach aussen und abwärts stehen, weil in dem Augenblicke der langsamsten Bewegung ihre Wurzel abwärts lag und im Augenblicke der raschesten Bewegung die Schwerkraft der Centrifugalkraft gerade entgegengesetzt war, die Wirkungen aller Zwischenlagen gleichen sich aus. Dagegen werden die von dem schwersten Puncte um 90° entfernten Pflanzen am wenigsten radiale Stellung haben, weil sie im Augenblicke der langsamsten Rotation horizontal lagen und die Schwerkraft so am entschiedensten ablenkend wirken konnte.

Denkt man sich die Keimpflanze in der vollkommen horizontalen Rotationsaxe selbst liegend oder vielmehr die mathematische Axe der Pflanze mit der der Rotation zusammenfallend, so wird die Wirkung eine ähnliche sein, wie in den beiden letzten Fällen, nur wird der Einfluss der Centrifugalkraft verwickelter: zunächst wird die Grösse derselben sehr unbedeutend sein müssen, wenn die Winkelgeschwindigkeit der einzelnen Puncte der Epidermis nicht sehr gross ist; sodann aber wird die Wirkung voraussichtlich auf Wurzel und Stengel verschieden sein; an dem um sich selbst rotirenden Stengel werden alle einander diametral gegenüberliegenden Puncte durch die Centrifugalkraft in gleicher Weise getroffen; die Zunahme der Dehnbarkeit der passiven Gewebe ist also gleichseitig und der Erfolg kann schliesslich nur darin bestehen, dass die ganze Epidermis dehnbarer wird und folglich dem Parenchym eine raschere Ausdehnung gestattet, das Wachsthum des ganzen Theils wird also beschleunigt. Die plastische Stelle der Wurzel dagegen wird unter dem Einflusse der Centrifugalkräfte, die von der Axe aus nach allen Puncten der Peripherie dieses Wurzeltheils wirken, sich aufbauschen müssen, der plastische Gewebeabschnitt wird einen hervortretenden Wulst hinter der Wurzelmütze bilden. Beide Folgerungen sind noch nicht nachgewiesen, werden aber voraussichtlich sich nachweisen lassen. Dagegen hat Hofmeister, nach einer brieflichen Mittheilung, an rotirenden Wurzeln durch Centrifugalkraft, welche in Richtung der W u r z e l l ä n g e wirkte, eine Einschnürung der weichen biegsamen Stelle erzielt; was auf die Möglichkeit auch der von mir gemachten Folgerung hinweist.

Die in den drei letzten Fällen genannten Folgen der Rotation lassen sich, so weit sie die Wurzelspitze betreffen, sehr deutlich veranschaulichen, wenn man ein Stück Siegellack etwa von der Form eines Wurzelendes unterhalb seiner Spitze erweicht und dann den verschiedenen Arten der Rotation aussetzt; ich verwende dazu eine runde Glasscheibe von 8 Cm. Radius, in der Mitte ist ein Loch, in welches ein Kork gesteckt wird; durch diesen geht die Rotationsaxe, welche aus einem dünnen Glasrohr besteht. Es genügt, die Rotation durch Drehen mit den Fingern zu bewirken. Die ungleichförmige Geschwindigkeit der Rotation erreicht man leicht dadurch, dass man an einer Stelle der Peripherie einen beliebigen hinreichend schweren Körper, ankittet.

Während es nun bei der Rotation um eine horizontale Axe gelingt, die Wirkungen der Schwere auf einen Pflanzentheil ganz auszuschliessen oder in verschiedener Art und in verschiedenem Grade eintreten zu lassen, findet bei der Rotation einer Pflanze um eine senkrecht stehende Axe ein ganz anderes Verhalten statt; hier bleibt die an der rotirenden Peripherie befestigte Pflanze beständig in ganz gleicher Weise der Sckwerkraft unterworfen, da sie beständig dieselbe Seite abwärts kehrt, die Wirkungen in der Zeit sich also summiren müssen. Die horizontal wirkende Centrifugalkraft bildet mit der Schwerkraft beständig einen rechten Winkel und die Krümmungen der Pflanzentheile müssen, da sie gleichzeitig beiden Kräften unterliegen, die Resultirenden beider sein. Da die Schwerkraft nur parallel der senkrechten Rotationsaxe, die Centrifugalkraft nur nach aussen wirkt, so müssen die entstehenden Krümmungen sämmtlich in Ebenen liegen, welche die Rotationsaxe enthalten und die rotirende Scheibe radial schneiden. Die Wurzel wird jederzeit auswärts sich richten, die Stammspitze (vorausgesetzt, dass sie keine passive Strecke unter sich hat) nach

innen gegen die Axe hinneigen, indem die äussere Seite des gespannten Gewebes convex wird. Mit zunehmender Geschwindigkeit der Rotation und der Entfernung vom Rotationscentrum wird die Centrifugalkraft als horizontale Componente der wirksamen Kräfte sich ändern; je grösser diese Componente wird, desto mehr wird die Pflanze sich der horizontalen Lage nähern, ohne dass sie dieselbe jemals vollständig erreichen kann. — Denkt man sich dagegen eine Pflanze in beliebiger Stellung gegen den Horizont an der Peripherie eines horizontalen Rades befestigt, welches stossweise sich dreht, ohne dass eine Centrifugalwirkung zu Stande kommt, so wird sie sich ausschliesslich unter den Einfluss der Schwere befinden und trotz der Aenderung der Azimuthe sich verhalten, wie eine eingewurzelt feststehende Pflanze.

Nach den bisherigen Auseinandersetzungen genügt nun ein kurzes Referat der bisher gemachten Rotationsversuche, zu denen wie es scheint J. Hunter[1]) den ersten Anstoss gegeben hat, die aber zuerst von Knight weiter ausgebeutet worden sind. Knight[2]) befestigte die keimenden Samen an die Peripherie eines senkrechten Rades, welches von dem Wasser eines Baches benetzt und getrieben wurde. Das Rad hatte 11 Zoll Durchmesser und machte 150 Umdrehungen in der Minute; die an der Peripherie befestigten Gartenbohnen streckten die Wurzelspitzen radial auswärts in Richtung der Centrifugalkraft, die Keimstengel strebten dem Rotationscentrum zu. Auf der Peripherie eines mit dem kleinen Mühlwerk in Verbindung stehenden Rades, welches sich in horizontaler Ebene drehte und bei 11 Zoll Durchmesser 250 Umdrehungen in der Minute machte, streckten die keimenden Bohnen die Wurzel radial auswärts, die Stengel in entgegengesetzter Richtung, aber beide mit einer Ablenkung von 10° unter und über die Horizontale; bei nur 80 Umdrehungen betrug die Senkung der Wurzeln und Hebung der Stengel schon 45°. — Dutrochet[3]) brachte die Pflanzen in feuchte Glasballons, welche er mittels eines Uhrwerks um ein ausser ihnen liegendes Centrum rotiren liess. Bei senkrechter Rotationsebene erhielt er bei Pisum sativum und Vicia sativa dasselbe Resultat wie Knight; als die Keimpflanzen, um eine senkrechte Axe an einem Rotationsdurchmesser von 38 Cm. mit 120 Umdrehungen per Minute sich bewegten, sollen die Pflanzen vollkommen horizontal geworden sein, was selbst redend nicht mathematisch genau zu nehmen ist. Die abgeänderte Wiederholung des Hunter'schen Versuchs zeigte, dass eine Keimpflanze von Vicia sativa in der Verlängerung einer beinahe horizontalen Rotationsaxe angebracht, Wurzel und Stengel in der Richtung derselben entwickelte, doch so, dass die Wurzel der Senkung, der Stengel der Hebung der Axe nachging und selbst dann noch, wenn die Abweichung der Axe von der Horizontalen nur 1° 30′ betrug. An einem senkrecht rotirenden Rade von 20 Cm. Radius, dessen Bewegung ungleichförmig und sehr langsam war, befestigte er 2 Ballons an entgegengesetzten Stellen der Peripherie und einen im Rotationscentrum, welche die keimenden Samen von Vicia sativa enthielten. Die eine Hälfte der Drehung des Rades brauchte 66 Secunden, die andere 54 Secunden. Die Keimaxen stellten sich bei diesem Versuch senkrecht auf denjenigen Diameter des Rades der mit der einen Flanke am längsten der Schwerkraft ausgesetzt blieb, während die andere Flanke desselben bei der schnelleren Halbdrehung nur kürzere Zeit dem Angriffe der Schwerkraft dargeboten wurde. »Die Wurzeln waren senkrecht auf derjenigen Seite oder Flanke, welche am längsten gegen die Erde gekehrt blieb, die Keimknospen richteten sich senkrecht gegen die entgegengesetzte Seite oder Flanke, welche am längsten gegen den Zenith gekehrt war«. »Betrachtete man (p. 48) den Apparat wenn der schwerere Ballon im Aufsteigen begriffen war und in dem Augenblicke, wo der Diameter, auf dem er befestigt

1) P. De Candolle, Phys. végét. II. 820.
2) Philos. Transactions of the royal society of London 1806. p. 99.
3) Mémoires II. p. 40 ff.

war, seine horizontale Lage angenommen hatte, so sah man alle Wurzeln vertical gegen das Centrum der Erde gerichtet und alle Keimknospen vertical gegen den Himmel«.

Wigand[1]) liess Samen (Kresse, Senf, Erbsen, Weizen) an den Zeigern einer Wanduhr keimen, wo ihre Rotationsbewegung $^1/_8$ Zoll und $^1/_{88}$ Zoll in einer Minute betrug; von den erwarteten spiraligen Krümmungen der Wurzel konnte er indessen nur hin und wieder etwas sehen; die Wurzeln wuchsen vielmehr in den verschiedensten Richtungen. Wigand machte zuerst den Versuch, die Ablenkung der Wurzeln aus der Verticalen bei Rotation um eine senkrechte Axe mit der entsprechenden Lage des Pendels zu vergleichen, ein Versuch, der allerdings sehr ungenügende Resultate ergab, aber den richtigen Weg andeutet, auf welchem man dereinst den wirklichen Beweis dafür beibringen wird, dass die fragliche Kraft, welche Wurzeln und Stämme senkrecht stellt, die Schwerkraft sei. Wie gross die Schwierigkeiten in dieser Richtung aber sind, geht auch aus Hofmeister's Angabe (a. a. O. p. 210) hervor, dass sich bei seinen Versuchen, wie bei Knight, Dutrochet und Wigand, in der Ablenkung der Wurzeln bei horizontaler Rotation individuelle Unterschiede so sehr geltend machen, dass er die Anführung von Zahlen geradezu vermeidet. Die leichteste Ablenkbarkeit zeigten ihm die Wurzeln keimender Gräser, namentlich Secale und Zea. Hervorzuheben ist noch die Bemerkung Hofmeister's, auf die ich mich schon oben mehrfach bezog, dass die Aenderung der Wurzelrichtung im Sinne des Rotationsradius erst dann hervortritt, nachdem die Wurzel eine bestimmte Verlängerung erfahren hat, welche bei Keimpflanzen von Ervum Lens 0,75 Mill., Vicia sativa 1 Mill., Zea Mais 1 Mill., Secale 0,5 Mill. beträgt. Er bestätigte ferner den Erfolg des Hunter'schen Versuchs.

Dass derartige Rotationsversuche bisher von einer so geringen Zahl von Forschern angestellt worden sind, dass wohl manche Pflanzenphysiologen nicht einmal gelegentlich diese berühmt gewordenen Erscheinungen gesehen haben, dürfte wohl vorzugsweise dem Umstande zuzuschreiben sein, dass man nur selten Gelegenheit findet, Maschinen bequem zu benutzen, während die Anschaffung besonderer Apparate kostspielig und ihre Ueberwachung unbequem ist. Denen, welche sich die Erscheinungen an horizontal rotirenden Keimpflanzen vorführen wollen, ohne sie gerade zum Gegenstande tieferer Studien zu machen, oder denen, welche sie gelegentlich in Collegien aufzeigen wollen, wird daher die Angabe einer einfachen Construction zu diesem Zwecke, die mit leichter Mühe und wenig Geld herzustellen ist, nicht unwillkommen sein. Fig. 13 stellt zwei verschiedene Formen, in denen man den Apparat herstellen kann, vor. Bei *A* sind in den breiten scheibenförmigen Kork *k'* acht schief gestellte Flügel *f* von dünnstem Messingblech eingesteckt; durch die Mitte desselben Korkes geht eine zu ihm genau senkrechte Stricknadel *n*, welche durch eine Oeffnung des Korkes *k* in die Eprouvette *e* hinabreicht und auf deren Boden ruht. Der obere Theil der Stricknadel geht senkrecht durch den Mittelpunct des Korkes *k''*, auf welchem zunächst keimende Samen mit Stecknadeln befestigt werden. Auf den Kork stülpt man dann das inwendig nassgemachte Glasgefäss *v* (eine Krystallisirschale); die Eprouvette wird von dem Halter getragen und enthält einige Tropfen Wasser.

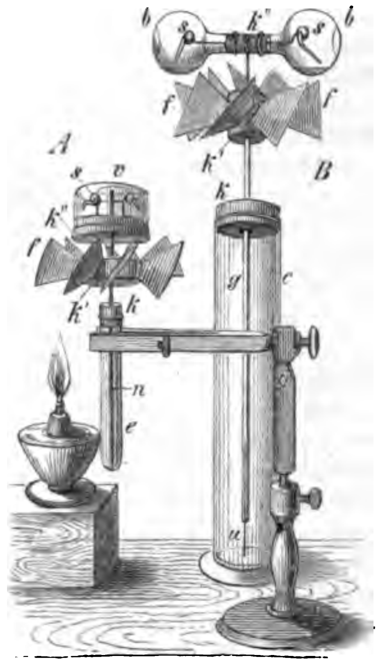


Fig. 13.

1) Botanische Untersuchungen, Braunschweig 1854. p. 146.

Bei *B* ist statt *t* der Stricknadel eine dünne Glasröhre *g* als Rotationsaxe verwendet; unten bei *u* ist in dieselbe eine Stricknadel mit Siegellack gut befestigt; der Boden, auf dem sie ruht, muss concav sein; *c* ist ein hoher Glascylinder. Der Kork *k'*, an welchem die Flügel stecken, trägt in der Verlängerung der Rotationsaxe an einem festen dicken Draht den weichen Kork *k''*, an dessen beide Enden die Glasballons *bb* (gewöhnliche Kochballons) angesteckt sind; bevor sie aufgesteckt werden, befestigt man an die senkrechten Endflächen des Korks an Drähte die keimenden Samen *s*. Stellt man, wie die Figur zeigt, unter die Flügel (die am besten kurz und breit sind) eine Lampe, so bewirkt der Stoss der aufsteigenden Luft eine gleichförmige Drehung, die indessen meist nicht 8—10 Umläufe pro Minute übersteigt. Stellt man dagegen den Apparat auf einen eisernen Zimmerofen, der gleichmässig fortgeheizt wird, so treibt die aufsteigende warme Luft das Mühlrad selbts 70—80 mal in der Minute herum, was bei der hohen Temperatur vollkommen genügt, um bei keimenden Erbsen nach 6—8 Stunden die Ablenkung der Wurzeln deutlich zu sehen. — Einige Aufmerksamkeit erfordert die Construction des Korkes *k* in beiden Fällen, um hier die Reibung auf ein Minimum zu reduciren. Ich mache in den Kork zunächst ein geräumiges Loch und klebe dann auf die obere Fläche desselben ein dünnes Messingblättchen, in welchem sich ein Loch befindet, welches gerade gross genug ist, die Rotationsaxe bequem, aber ohne unnöthigen Spielraum durchzulassen. Der Rand dieses Loches muss sehr glatt und schneidig sein. — Den Apparat *B* darf man natürlich nicht unmittelbar auf den heissen Ofen stellen, es genügt einen Dreifuss mit Sandbad unterzusetzen. Statt der Eprouvette *e* oder des Glascylinders *c* thut man besser einen hohen festen Dreifuss von Eisen zu benutzen, alsdann muss aber das untere Ende der Stricknadel in ein glattes Porcellanschälchen oder dgl. gestellt werden, um die Reibung zu vermindern; in diesem Falle ist auch die Spitze *u* in der Glasröhre auf andere Art als mit Siegellack zu befestigen.

§ 33. Dass die Gravitation irgend welchen Einfluss auf die Gestaltungsvorgänge, auf den morphologischen Charakter der Zellenbildungen ausübe, kann gegenwärtig nur als Hypothese ausgesprochen werden, auch ist die Zahl der Beobachtungen, die eine solche Vermuthung nahe legen, nicht gross. Man könnte hier z. B. die Thatsache anführen, dass bei geringelten Stämmen gern Wurzeln aus dem oberen Vernarbungswulste hervorbrechen, während der untern Blattknospen producirt. Einige bestimmtere Beobachtungen verdankt man den vielseitigen Bestrebungen Du Hamel's: er legte Weidenzweige horizontal in die Erde, mit der sie 1—2 Zoll hoch bedeckt wurden; sie trieben Wurzeln nur aus der Unterseite; bei einem ähnlichen Versuche kam wenigstens die Mehrzahl der Adventivwurzeln aus der Unter-, die Mehrzahl der Zweige aus der Oberseite. Die Zweigbildung kann in diesen Fällen übrigens nicht eigentlich mitzählen, da sie wahrscheinlich nur auf dem Austreiben schon angelegter Knospen beruhte; anders, wenn es sich dabei um Adventivknospenbildung handelt, wie in den folgenden Fällen. Zwei in Kästen gepflanzte Paradiesäpfelbäumchen wurden mit den im Boden verbleibenden Wurzeln nach oben gekehrt, sie trieben Zweige aus den Wurzeln, die sich über den Boden erhoben: an einem der Bäumchen liess er sie bestehen, sie kräftigten sich, während die abwärtshängende Krone abstarb; bei dem anderen entfernte er die neuen Zweige, wobei sich der alte Stamm mehrere Jahre erhielt, endlich aber doch auch abstarb. Du Hamel[1]) knüpft daran die Bemerkung: »Ces expériences font connaître, qu'il n'est point du tout dans l'ordre naturel que les racines soient au dessus des branches: il paraît que la sève qui doit développer les racines, a une disposition pour descendre, pendant que celle qui doit développer les branches en a une pour monter«.

1) Phys. des arbres Paris 1758. II. 121 u. 122.



V.

Nährstoffe.

Fünfte Abhandlung.

Die Nährstoffe der Pflanzen.

a. Allgemeines.

§ 34. Die verschiedenen Stoffe, welche als Träger des Pflanzenlebens auftreten, haben für dieses eine zwiefache Bedeutung: sie sind einerseits das materielle Substrat, auf welches alle von aussen einwirkenden Kräfte sich beziehen, und welches durch die im Inneren der Pflanze entstehenden Kraftformen in Bewegung gesetzt wird. Anderseits lassen sich die einzelnen Elementarstoffe und ihre Verbindungen aber auch als ebenso viele Träger verschiedener Kräfte betrachten, welche in das Innere der Pflanze eindringen und dort mit anderen Kraftformen, dem Licht, der Wärme, der Elektricität und Schwerkraft zusammentreffen. Die Nährstoffe sind daher nicht blos das passive Bildungsmaterial, nicht blos ein plastischer Thon, der von besonderen in der Pflanze wohnenden Kräften ergriffen und in neue Formen gedrängt würde, wie es die ältere Physiologie wohl aufzufassen pflegte, sondern jedes Atom eines Nährstoffs, das in die lebenden Zellen eintritt, bringt eine Summe von Kräften, die ihm unveräusserlich sind, mit und macht dieselben seinerseits in der neuen Umgebung activ geltend. Wenn jedes Stofftheilchen, welches in eine Zelle eintritt, sogleich den Kräften und Bedingungen unterliegt, welche in der letzteren bereits gegeben sind, so wird umgekehrt auch der Zustand der Zelle durch den Eintritt jenes Stofftheils verändert. Nicht ausschliesslich, aber doch vorwiegend handelt es sich hierbei um die chemischen Kräfte, die Affinitäten; nimmt man an, es habe sich in einer Zelle irgend ein Gleichgewichtszustand der chemischen Kräfte hergestellt, so wird derselbe durch den Eintritt jedes neuen Atoms gestört, die relative Ruhe mit neuer Bewegung vertauscht. Von diesem Gesichtspunct aus gesehen, steht die Betrachtung der Nährstoffe auf gleicher Linie mit der Erforschung der Beziehungen der Pflanze zum Licht, zur Wärme, der Elektricität und Schwerkraft, und wer, wie es vielfach noch heute geschieht, das Studium der sogenannten äusseren Ein-

flüsse, welche durch die genannten Agentien gegeben sind, von der Physiologie ausgeschlossen wissen will, der müsste consequenterweise auch die Untersuchung der Nährstoffe ausschliessen, denn hier wie dort handelt es sich in gleicher Weise um Kräfte, die von aussen in die Pflanze eingeführt werden, und überhaupt kann es sich ja nur allein um solche handeln.

Wie bei der Untersuchung über die Lichtwirkungen jedesmal die Frage zu stellen ist, welche Art von Lichtstrahlen ist es, die eine bestimmte Wirkung producirt, so handelt es sich auch hier zunächst darum, zu bestimmen, welche unter den zahlreichen Elementarstoffen des Bodens und der Atmosphäre für die Pflanze überhaupt in Betracht kommen, und welche speciellen Wirkungen im Vegetationsprocess sie geltend machen. Wenn es ferner wahrscheinlich ist, dass keine chlorophyllhaltige Pflanze in einem wirklich einfarbigen Lichte gedeihen kann, dass vielmehr immer verschiedene Strahlenarten zusammenwirken müssen, um die ganze Mannichfaltigkeit der Vegetationsvorgänge zu erzielen, so ist es dagegen gewiss, dass von den chemischen Elementen jederzeit eine ziemlich grosse Zahl zusammenwirken muss, um das Material und die Kräfte für den Aufbau einer Pflanze zu liefern. Hier tritt aber noch ein anderes Moment hinzu: die Verbindung zweier oder mehrerer Elementarstoffe macht nach innen und aussen hin wesentlich andere Kräfte geltend, als die constituirenden Bestandtheile der Verbindung einzeln genommen. Daher muss ausser der Frage nach den verschiedenen Elementen, deren die Pflanze bedarf, sogleich auch die aufgeworfen werden, in welcher Verbindung dieselben für die Zwecke der Pflanze brauchbar sind. Dagegen ist es für uns einstweilen ganz gleichgiltig, woher die Pflanze die Elemente und ihre Verbindungen aufnimmt; wir setzen vielmehr voraus, dass diese der Pflanze, wo es unsere Betrachtung erfordert, auch zu Gebote stehen.

Eine geschichtliche Darstellung der sich nach und nach entwickelnden Ansichten über die Pflanzenernährung würde, so nützlich sie auch wäre, über die Grenzen des hier gestatteten Raumes weit hinaus führen. Eine kurze Uebersicht der älteren Geschichte habe ich in der Zeitschrift »Aus der Natur« 1861. Nr. 1 ff. versucht. Die ältesten Angaben findet man in den bekannten Werken von Hales, Bonnet, Du Hamel, Ingenhouss, Senebier; mit Th. de Saussure beginnt dieser Theil der Wissenschaft seine moderne Form anzunehmen, die späteren Entwickelungszustände desselben sind von Franz Schulze »Lehrbuch der Chemie für Landwirthe« II. 1. Abtheilung bezeichnet.

§ 35. **Welche chemische Elemente sind Nährstoffe?** — Um einen festen Boden für unsere Betrachtung zu gewinnen, sollen fortan nur diejenigen Elemente als Nährstoffe einer Pflanze bezeichnet werden, welche für den gesammten Vegetationsprocess derselben absolut unentbehrlich sind. Man hat keinen stichhaltigen Grund, einen Stoff, blos deshalb weil er constant in einer oder vielen Pflanzen vorkommt, einen Nährstoff zu nennen, d. h. ihn als unentbehrlich zu betrachten; das letztere muss vielmehr auf andere Weise nachgewiesen werden. Bei der grossen Verbreitung, welche viele Elemente im vegetationsfähigen Boden und in der Luft geniessen und bei der erwiesenen Fähigkeit der Pflanzen, nicht nur gleichgiltige, sondern auch schädliche Stoffe aufzunehmen, können selbst mehrere von denjenigen Stoffen, welche sich constant in Pflanzen finden, möglicherweise nur zufällige Beimengungen sein, die bei dem Verlaufe des Vegetationsprocesses gar nicht in Betracht kommen. Hier aber kommt es darauf an, diejenigen Elemente kennen zu lernen, welche in die Zellen eintretend, als Bau-

material und als Kraftquellen im Leben der Pflanze dienen, und nur solche werden unentbehrlich sein. Sieht man nun nach, welche Elemente durch die chemische Analyse bis jetzt als Bestandtheile der Pflanzen überhaupt nachgewiesen worden sind, so werden sich die unentbehrlichen eigentlichen Nährstoffe von selbst darunter finden, und es kommt nur darauf an ein Kriterium zu finden, wodurch man die entbehrlichen unnöthigen, also zufälligen Bestandtheile aussondern kann. Solcher Kriterien giebt es aber zwei: zunächst ist es nämlich a priori gewiss, dass alle diejenigen Elementarstoffe, welche als integrirende Bestandtheile der chemischen Formel solcher Pflanzenverbindungen auftreten, ohne welche die Zelle gar nicht denkbar ist, auch unentbehrliche Nährstoffe sind; wenn wir einmal wissen, dass die reine Cellulose aus bestimmten Quantitäten von Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff besteht, so sind diese Elemente sofort als echte Nährstoffe jeder Cellulose-bildenden Pflanze zu betrachten; wenn wir ferner wissen, dass ausser diesen dreien auch noch Stickstoff und Schwefel zur chemischen Formel der Eiweissstoffe gehören, so liegt es auf der Hand, dass die fünf Elemente für jede Pflanzenzelle ohne Ausnahme unentbehrlich sind, denn jede enthält Protoplasma und dieses besteht der Hauptsache nach aus Eiweissstoffen. Wenn es ebenso gewiss wäre, dass auch der Phosphor als Element in die Zusammensetzung von Pflanzenstoffen eintritt, wenn es sich bestätigt, dass in den Pflanzen phosphorhaltige Fette verbreitet sind, so wäre derselbe Beweis für die Unentbehrlichkeit dieses Elementes geliefert. Bei vielen anderen in der Pflanze aufgefundenen Stoffen ist dieses Kriterium aber nicht anwendbar: obgleich z. B. Kalium und Calcium in allen Pflanzen vorkommt, so gehört doch keines von beiden zur chemischen Formel einer Verbindung, die wir als ein Werkzeug der Vegetation eo ipso betrachten müssten; die chemische Beziehung des Kalis, des Kalks, der Magnesia, des Natrons u. s. w. zur Erzeugung des Zellstoffs, der Eiweissstoffe, in deren Gestaltung das Pflanzenleben seinen unmittelbaren Ausdruck findet, ist unbekannt, man weiss nicht, ob diese Verbindungen ohne jene Elemente chemisch denkbar sind oder nicht; es muss daher ein anderes, rein physiologisches Princip geltend gemacht werden, um die Unentbehrlichkeit derartiger Elemente darzuthun; es muss gezeigt werden, ob eine Pflanze unter sonst durchaus günstigen Verhältnissen **ohne** Aufnahme des fraglichen Elementarstoffs in irgend einer Form, ihren ganzen Vegetationsverlauf vollenden kann oder nicht: es müssen also Vegetationsversuche entscheiden; gelingt es niemals, eine Pflanze ohne Kali, oder ohne Magnesia zur vollen Vegetation zu bringen, so müssen wir annehmen, dass dieses Element unentbehrlich ist. Für Jeden in derartigen Experimenten bewanderten, liegt es aber auf der Hand, dass ein derartiger Beweis manchen Einwürfen unterliegt, denn das blosse Nichtgedeihen einer Versuchspflanze kann durch unzählige andere Umstände bedingt sein und nicht blos dadurch, dass ihr ein unentbehrliches Element entzogen wurde. Gelingt es dagegen, eine kräftige Vegetation unter Ausschluss eines bestimmten Stoffes zu erzielen, so ist der Beweis für seine Entbehrlichkeit vollkommen gegeben, vorausgesetzt, dass die Pflanze wirklich den fraglichen Stoff nicht aufgenommen hat, was seinerseits durch die Analyse der erzeugten Pflanze zu erhärten ist, denn das blosse Nichtverabreichen eines Stoffes beweist nichts, da man von der chemischen Reinheit der anderen zugesetzten Stoffe niemals im Voraus überzeugt sein darf. Der Nachweis der Entbehrlichkeit eines Stoffes für

die Vegetation einer Pflanze leidet aber noch sonst an einem Uebelstande, der sich nur zum Theil beseitigen lässt: in jedem Samen sind natürlich schon eine Reihe der fraglichen Stoffe vorhanden; schliesst man einen derselben von dem Nährstoffgemenge, welches die Keimpflanze aufnehmen soll, nun auch absolut aus, so besitzt doch die Pflanze schon in sich den fraglichen Stoff und es ist theoretisch nicht zu entscheiden, in wie weit das im Samen selbst vorhandene Quantum auf die folgende Vegetation Einfluss nimmt. In diesem Falle wird das Resultat eines Vegetationsversuchs um so beweisender sein, je kleiner der Same und je grösser die daraus entwickelte Pflanze ist, d. h. je günstiger das Gewichtsverhältniss der angewandten und neuproducirten Pflanzenmasse sich stellt.

Wenn man nun mit Rücksicht auf diese Bedenken die bisher gemachten Vegetationsversuche kritisch mustert, so führen sie mit Bestimmtheit zu dem Resultate, dass (ausser den fünf oben genannten Elementen) für die Versuchspflanzen Kalium, Calcium, Magnesium, Eisen und Phosphor unentbehrliche Elemente, also Nährstoffe im strengen Sinne sind, da es bisher nicht gelungen ist, eine ausgiebige Vegetation bei Ausschluss eines dieser Elemente zu erzielen; ausserdem sind wahrscheinlich Natrium und Chlor unentbehrlich. Für Mangan und Silicium ist wenigstens eine bestimmte Beziehung zur Assimilation und Formbildung der Pflanze bisher nicht nachgewiesen. Von anderen Elementen: dem Lithium[1]), Brom[2]), Iod[3]), Aluminium[4]), Kupfer[5]), Zink[6]), Cobalt[7]), Nickel[8]), Bor[9]), Strontium[10]), Baryum[11]), wissen wir dagegen nur, dass sie sich in vielen oder einzelnen Pflanzen bestimmter Standorte vorfinden, ohne dass irgend eine Beziehung derselben zum Vegetationsprocess oder gar ihre Unentbehrlichkeit für die analysirten Species nachgewiesen wäre. Die Existenz des Fluors in den Pflanzen wurde endlich wesentlich nur aus der Thatsache gefolgert, dass die (von Pflanzenkost lebenden) Menschen und Thiere in ihren Zähnen und Knochen beträchtlichere Quantitäten dieses merkwürdigen Stoffes ansammeln.

Nach dem im §. Gesagten ist der experimentelle Nachweis für die Unentbehrlichkeit eines durch die Analyse in der Pflanze aufgefundenen Stoffes nur in den Fällen nöthig, wo es sich um sogenannte Aschenbestandtheile handelt, unter denen sich übrigens auch die Schwefelsäure findet, die zum Theil erst bei der Verbrennung aus dem in den Eiweissstoffen enthaltenen Schwefel entsteht, wo derselbe als unentbehrlicher Bestandtheil sich darstellt. Dagegen wäre es geradezu widersinnig, erst noch durch Vegetationsversuche den Beweis führen zu wollen, dass die Pflanzen Kohlenstoff, Wasserstoff, Sauerstoff und Stickstoff brauchen, da diese Stoffe geradezu das Baumaterial jeder einzelnen Zelle darstellen: bei diesen Stoffen kann es sich nur um die Form, in welcher sie aufgenommen werden, und

1) Durch Spectralanalyse in Pflanzenasche von Bunsen nachgewiesen.

2) und 3) bekanntlich in Meerespflanzen, an Metalle gebunden.

4) In den Lycopodiumarten soll constant Thonerde vorkommen: Pogg. Ann. CXI. 339 und Rochleder (Chemie u. Phys. d. Pflanzen. 1858. p. 3).

5) Nach Commaille im Holz der Orange, den Früchten, dem Holz und der Rinde der Pinie und Ceder (Flora 1864. p. 31), ferner nach W. Wicke in Polygonum aviculare. Sisymbrium officinale, Lactuca sativa, Daucus carota, Kleeheu, Weizenkleie, Blättern von Morus, Quercus, Tilia, Platanus, Fagus. (Nachrichten der Universität Göttingen 1864. Nr. 13, die älteren Angaben bei De Candolle (Physiol. übers. v. Röper. I. p. 385—386).

6) In Viola calaminaria und Thlaspi calam. constant, und sonst in Pflanzen auf zinkhaltigem Boden; s. unten.

7) 8) 9) 10) 11) Nach Forchhammer (in Lehrbuch der chem. und physik. Geologie von G. Bischoff. Bonn 1863. I. Bd. 2. Aufl. p. 445) enthält Fucus vesicul. und Zostera marina Borsäure, ebenso Zink, Cobalt, Nickel; Fucus vesiculosus auch Strontian und Baryt.

die Organe, durch welche dies geschieht, handeln; Fragen die auch bei den Aschenbestandtheilen wiederkehren.

Dass die fünf Elemente, welche in die chemische Formel der zellenbildenden Verbindungen, der Kohlehydrate, Fette und Eiweissstoffe eingehen, allen Pflanzen (wie Thieren) gemeinsam sind, kann nicht auffallen, sobald man weiss, dass eben diese verbrennlichen Verbindungen überall im Pflanzenreich als Baumaterial des Zellenleibes auftreten; dagegen ist es bei der Ungewissheit über die Functionen der Aschenbestandtheile (mit Ausschluss des Eisens, welches zum Ergrünen des Chlorophylls unentbehrlich ist) als eine bedeutungsvolle Thatsache zu betrachten, dass einige derselben sich so zu sagen in jeder vegetabilischen Zelle vorfinden, wodurch zugleich der experimentelle Nachweis ihrer Unentbehrlichkeit bekräftigt wird; so das Kalium, Calcium, Magnesium, Phosphor (vielleicht auch das Silicium). Die Verbreitung dieser Stoffe über das ganze Pflanzenreich lässt schon auf ihre physiologische Bedeutung schliessen, und in der That war dies der Grund, auf den Th. de Saussure sich stützte, als er zuerst die Aschenbestandtheile nicht als zufällige Verunreinigungen, sondern als nothwendige Bestandtheile der Pflanzen bezeichnete[1]). Die immerhin geringe procentische Menge der Aschenbestandtheile gegenüber der verbrennlichen Substanz und noch mehr im Vergleich zu dem Lebendgewicht der Pflanzen wurde schon von Saussure als unwesentlich in Bezug auf ihre Unentbehrlichkeit hervorgehoben; es lässt sich aber vielleicht noch eine wichtigere Folgerung an diese Thatsache knüpfen, nämlich die, dass die Verbindungen des Kaliums, Calciums, Magnesiums und Phosphors ihre Bedeutung für die Pflanze weit weniger in der Eigenschaft als Baumaterial geltend machen, sondern dass sie vermöge ihrer Gegenwart, ihrer chemischen Verwandtschaften den chemischen Process in der Zelle unterhalten. Bei dem Kohlenstoff, Wasserstoff, Sauerstoff, Stickstoff handelt es sich zunächst darum, in möglichst grosser Masse sich zu vereinigen und das bildsame Substrat der morphologischen Vorgänge zu liefern; bei Kali, Kalk, Magnesia scheint es dagegen weit mehr auf die chemischen Kräfte anzukommen, die sie in der Pflanze geltend machen; wollte man diesen Gedanken durch ein Bild verdeutlichen, so könnte man vielleicht sagen, die fünf Elemente der verbrennlichen Substanz verhalten sich wie das Gehäuse und Räderwerk einer Uhr, welche die Hauptmasse derselben darstellen, die unentbehrlichen Aschenbestandtheile würden dann der Stahlfeder zu vergleichen sein, die das Werk treibt und doch den geringsten Theil des Gewichts in Anspruch nimmt; dass dieser Vergleich wie jeder andere hinkt, braucht kaum betont zu werden.

Der experimentelle Nachweis dafür, dass ein Aschenbestandtheil unentbehrlich für die Vegetation einer Pflanze sei, wird geliefert, indem man bei einer Reihe gleichartig cultivirter Exemplare den Einen sämmtliche der Aschenanalyse entsprechenden Elemente in geeigneten Verbindungen zuführt, während man den Anderen einen einzigen der fraglichen Stoffe vorenthält und dafür sorgt, dass er nicht als Verunreinigung anderer Substanzen sich in die Pflanze einschleiche. Ist die Vegetation der Einen und Anderen gleichartig, so ist die Bedeutungslosigkeit des fraglichen Stoffs ziemlich entschieden; zeigen die letzteren eine entschiedene Abnormität, zumal Mangel an Assimilation, so darf man annehmen, dass der ausgeschlossene Stoff unentbehrlich sei, doch bedarf dies jederzeit aus den im Paragraph angegebenen Gründen vielfacher Bestätigung; selbst sehr sorgfältig und von zuverlässigen Beobachtern ausgeführte Versuche müssen in diesem Falle immer mit Misstrauen aufgenommen werden. — Die in den ersten Decennien unseres Jahrhunderts oft gemachten Versuche, die Nothwendigkeit, ja nur die Nützlichkeit eines Stoffes dadurch zu erweisen, dass man ihn der Pflanze allein, ohne Zugabe aller übrigen nöthigen Nährstoffe darbietet, haben keinen Sinn. Wenn die Pflanze zu ihrer Ernährung n Elemente bedarf, so folgt dass n—1 derselben die Ernährung nicht bewirken können; ist dieses eine fehlende bekannt, so ist seine Bedeutung durch das Nichteintreten der Ernährung constatirt; bietet man der Pflanze aber n—2,

---

1) Th. v. Saussure's chemische Untersuchungen über die Vegetation, übersetzt von Voigt. 1805. p. 240—243.

oder n—3, oder n—x Stoffe dar, und sie gedeiht nicht, so ist es unmöglich zu bestimmen, ob das Resultat dem einen oder dem anderen fehlenden Stoffe zuzuschreiben sei; das Resultat ist einfach unbrauchbar, weil es auf einem absolut unlogischen Verfahren beruht. Aehnlich ist es auch, wenn man, ohne Rücksicht auf die Bedürfnisse der Pflanze, von den ihr nöthigen Stoffen einige in zu geringen Mengen eintreten lässt.

Wenn also eine bestimmte Anzahl von Elementen gleichmässig unentbehrlich für eine Pflanze sind, so folgt sofort, dass jedes einzelne an und für sich eigentlich gar kein Nährstoff ist, dass es diese Bedeutung ausschliesslich in dem Zusammentreffen mit den übrigen gewinnt. Schon der damals noch sehr junge Humboldt deutete dies 1798 an[1]: »in physiologischen Betrachtungen, sagt er, muss man sich hüten, nicht einzelnen Stoffen und Kräften zuzuschreiben, was nur durch das wechselseitige Verhältniss aller begründet wird.«

Bei Vegetationsversuchen, welche die hier berührten Fragen zu beantworten suchen, handelt es sich nun keineswegs allein darum, die rein chemischen Bedingungen richtig herzustellen, sondern auch die Pflanzen während einer Zeit von mehreren Wochen, selbst 3 bis 5 Monaten beständig zu überwachen, da der Versuch selbst künstliche Verhältnisse für die Pflanze nöthig macht; daher können sich bei der strengsten Berücksichtigung der chemischen Bedingungen, doch zahlreiche Fehlerquellen einschleichen, zumal sind vielfach die aus Lichtmangel entspringenden Beeinträchtigungen der Versuchspflanzen nicht beachtet oder nicht erkannt worden[2]. Kommt es ferner darauf an, das Resultat eines Vegetationsversuchs festzustellen, so dürfen die betreffenden in geschlossenen, daher immer mangelhaft beleuchteten und gelüfteten Localen erzogenen Pflanzen, immer nur mit solchen verglichen werden, welche in demselben Local, unter derselben Beleuchtung, zur selben Zeit erzogen worden sind, jede Vergleichung einer unter solchen Umständen erzogenen Pflanze mit den im fruchtbaren Boden im Freien unter ganz normalen Verhältnissen erwachsenen Individuen beruht daher auf einem Mangel an aller physiologischen Einsicht und widerspricht den einfachsten Regeln der inductiven Wissenschaften.

Die bisher angeführten Gründe zeigen, dass es nur dann möglich ist, aus der Beschreibung von Vegetationsversuchen in der hier besprochenen Richtung, eine Ueberzeugung zu gewinnen, wenn sie alle Umstände berücksichtigt, welche auf das Pflanzenleben von Einfluss sein können. Daher würde es von keinem Nutzen sein, diejenigen Vegetationsversuche, aus denen man auf die Nothwendigkeit oder Entbehrlichkeit gewisser Aschenbestandtheile schliessen kann, hier nur auszugsweise mitzutheilen, es mag genügen, den in diesen Dingen minder bewanderten Leser auf die wesentlichsten Gesichtspuncte bei Beurtheilung derartiger Arbeiten aufmerksam gemacht zu haben, die betreffende Literatur findet sich in den folgenden Paragraphen citirt. — Die früher von mir gewählte Ausdrucksweise, eine Pflanze habe unter gewissen Bedingungen »normal« oder »abnorm« vegetirt, hat zu Misdeutungen Anlass gegeben; da solche, auch wo sie unberechtigt sind[3], die wissenschaftliche Discussion stören, und da zugleich jede genau specificirte Angabe einem allgemeineren Ausdruck vorzuziehen ist, so wird man bei Beurtheilung von Ernährungsversuchen fortan besser thun, einfach zu sagen, welchen Effect die Gewährung oder Entziehung bestimmter Stoffe oder Verbindungen hervorbringt; es ist besser und zweckmässiger zu fragen, bewirkt eine bestimmte Ernährungsweise Zunahme an Trockengewicht oder nicht, ferner: bewirkt sie (ceteris paribus) diese oder jene Art von Formbildung, wie ist der Verlauf der Keimung, Vegetation und Fructification u. s. w., als zu fragen, ob eine Pflanze unter den genannten Umständen normal oder abnorm vegetirt habe.

---

1) In Fischer's Uebersetzung der »Ernährung der Pflanzen« von J. Ingenhouss (Leipzig) 1798. p. 30.

2) »Ueber die Hindernisse bei Vegetationsversuchen in geschlossenen Räumen« von J. Sachs, in der Zeitschrift »Die landwirthsch. Versuchsstationen«. II. 201.

3) Die von mir in wässerigen Lösungen erzogenen Pflanzen waren durchaus normal organisirt.

§ 36. **Art der Verbindung, in welcher die chemischen Elemente als Nährstoffe aufgenommen werden können.** Die Nährstoffe müssen ohne Ausnahme durch die geschlossenen Wandungen in's Innere der Zellen eindringen; ihre Aufnahme geschieht also durch Diffusion, und es ergiebt sich sofort, dass nur solche Elemente und Verbindungen derselben in die Pflanze gelangen können, welche bei der gewöhnlichen Vegetationstemperatur gasförmig oder flüssig oder in Flüssigkeit gelöst sind. Die in der Pflanze zu erzeugenden und erzeugten sogenannten organischen Verbindungen enthalten die Atome der einzelnen constituirenden Elemente derart zusammengeordnet, dass sie nicht ihre stärksten Verwandtschaften, dafür aber eine gewisse Vielseitigkeit ihrer chemischen Kräfte geltend machen können; solche Atomverbindungen werden durch starke Säuren oder Basen leicht zerfällt, es ist daher erklärlich, dass die in die Pflanze aufnehmbaren Elemente und deren Verbindungen nicht mit zu starken basischen oder sauren Eigenschaften begabt sein dürfen, um durch ihr Hinzukommen das labile Gleichgewicht der organischen Atomlagerungen nicht zu zerstören. Die Beobachtung zeigt, dass die meisten den Pflanzen zugänglichen Nährstoffverbindungen neutral oder indifferent sind, ihre stärksten Verwandtschaften vor dem Eintritt bereits gesättigt haben; die Kohlensäure ist die einzige bei gewöhnlicher Vegetationstemperatur schon etwas stärkere Säure, welche in nicht neutralisirtem Zustand in die Zellen aufgenommen wird, dafür ist sie durch den Sauerstoff und Stickstoff der Atmosphäre in dem Grade verdünnt, dass ihre saure Eigenschaft nur langsam sich geltend machen kann; enthält die umgebende Luft oder das umgebende Wasser höhere Procentmengen dieser Säure, so wirkt sie tödtlich. Dem durch Pflanzensäuren oder pflanzensaure Salze ziemlich stark sauer reagirenden Safte des Parenchyms darf man es vielleicht zuschreiben, dass die Wurzeln vieler Pflanzen ihre Nährstoffe auch aus schwach alkalisch reagirenden Gemengen aufnehmen können; eine stärkere Alkalinität aber wirkt corrodirend und tödtet die Wurzelzellen rasch. Das einzige Element, welches mit der ganzen Energie seiner chemischen Wirkungsfähigkeit in die Pflanze eintritt, ist das Sauerstoffgas, welches hier wie bei den Thieren den Athmungsprocess unterhält, indem es einen Theil der organischen, assimilirten Substanz der Pflanze zersetzt, oder durch sein Eingreifen weitere Umsetzungen bewirkt, wobei ein Theil der bereits assimilirten Substanz zu Kohlensäure und Wasser verbrennt (s. Athmung); es scheint, dass jede fernere Umsetzung der assimilirten Stoffe zum Zweck des Wachsthums (Zellenbildung) mit einem derartigen Eingreifen der Affinitäten des Sauerstoffs innig zusammenhängt; es ist sogar nicht unwahrscheinlich, dass ein Theil des bei der Assimilation in den grünen Organen abgeschiedenen Sauerstoffs als Ozon in dem Gewebe der Pflanze sich verbreitet, und in manchen, mit assimilirten Stoffen erfüllten Gewebemassen sollen sich organische Verbindungen vorfinden, welche den eingedrungenen Sauerstoff ozonisiren[1]), wodurch offenbar seine Einwirkung auf die Zellenstoffe gesteigert wird.

1) Der von den Pflanzen ausgeschiedene Sauerstoff soll nach Kosmann (Comptes rendus 1862. p. 731) ozonisirt sein; dasselbe behauptet Scutetten (ebenda 1856. T. 42. p. 941); auch de Luca (Wilde's Centralblatt 1857. p. 158) nimmt Ozonbildung durch Pflanzen im Licht an. Poey (Comptes rendus 1863. T. 57. p. 348) negirt in unklarer Weise diese Angaben; über die ozonisirende Wirkung der frischen Pflanzensäfte (Kartoffeln, Pilze) ist Schönbein in Pogg. Ann.

Unter den Verbindungen, welche die chlorophyllhaltige Pflanze für ihre Ernährung benutzt, bilden Sauerstoffverbindungen die bei weitem überwiegende Masse, gegen welche die geringe Quantität von Chlor-, Brom- und Iodmetallen kaum in Betracht kommt. Für die Sauerstoffverbindungen scheint ein allgemeines Gesetz sich herauszustellen, nämlich das, dass nur die höchsten Oxydationsstufen der betreffenden Elemente als Nährstoffe benutzt werden; so nimmt die chlorophyllhaltige Pflanze ihren Kohlenstoff nicht aus Kohlenoxyd, sondern aus Kohlensäure auf, von den verschiedenen Oxydationsstufen des Schwefels, Phosphors und Stickstoffs ausschliesslich die Salze der Verbindungen SO_3, PO_5 und NO_5 [2]). Ob die schweren Metalle, Eisen und Mangan, als Oxydul-, oder Oxydsalze aufgenommen werden, ist unbekannt, da die blosse Thatsache, dass solche Verbindungen als Nährstoffe dargeboten, den Eisen- und Manganbedarf decken, noch nichts darüber aussagt, in welcher Form die gelösten Salze an der Wurzeloberfläche aufgenommen werden.

Aus den bisher gemachten Ernährungsversuchen lässt sich in Bezug auf die Zusammensetzung eines Nährstoffgemenges, welches eine chlorophyllhaltige und nicht schmarotzende Landpflanze mit Erfolg für sich benutzen kann, ungefähr Folgendes aussagen: Vorausgesetzt, dass der Pflanze Wasser, Kohlensäure, atmosphärische Luft in geeigneter Weise zu Gebote stehen, und dass Temperatur und Beleuchtung günstig sind, kann eine namhafte Zunahme an organischem Trockengewicht, mehr oder minder normale Formbildung und Erzeugung von Reproductionsorganen stattfinden, wenn man dem Nährstoffgemenge hinreichende Quantitäten folgender Verbindungen zusetzt:

1) Ein salpetersaures Salz (Basis: Kali, Natron, Kalk); oder ein Ammoniumoxydsalz (Säure: Salpetersäure, Schwefelsäure, Kohlensäure?) oder beiderlei Stickstoffverbindungen gleichzeitig.

2) Ein Kalisalz (schwefelsauer, salpetersauer, phosphorsauer, das Chlorid allein dürfte als einzige Quelle für den Kaliumbedarf der Pflanze nicht geeignet sein).

3) Ein Natronsalz (ebenso) (Lithionsalze bisher unbeachtet).

4) Ein Kalksalz (mit Schwefelsäure, Salpetersäure, Phosphorsäure; Chlorcalcium?).

5) Ein Magnesiasalz (schwefelsauer).

6) Ein Eisensalz (als Chlorid, als schwefelsaures Oxydul).

7) Ein Mangansalz (ob nöthig?).

Die Versuche zeigen, dass die Pflanze einen ziemlich weiten Spielraum in der Variation dieser Verbindungen gestattet, dass bei sehr verschiedener Zusammenstellung der Salze eine kräftige Vegetation eintreten kann, sie zeigen aber noch nicht, welche qualitativ und quantitativ bestimmten Verhältnisse der hier genannten Verbindungen des Nährstoffgemenges für irgend eine Pflanze die günstigsten sind. Nur so viel lässt sich mit Rücksicht auf die Aschenanalysen

---

75. p. 357 und Handwörterbuch der Chemie VII. 265, sowie auch Mulder (die Chemie der Ackerkrume übers. v. Müller 1861. p. 243) zu vergleichen.

2) Auch das Ammoniak, soweit es überhaupt als Nährstoff auftritt, gelangt als Ammoniumoxydsalz in die Pflanze; das Ammoniak selbst tödtet bereits in so kleinen Dosen, dass eine noch geringere Quantität desselben, welche nicht mehr giftig wirken würde, offenbar nicht hinreicht, um das für die Vegetation erforderliche Quantum Stickstoff zu liefern.

und die bisher vorliegenden Versuche sagen, dass es zweckmässig erscheint, dem Nährstoffgemenge mehr Kalisalz, als Natronsalz, mehr Kalksalz als Magnesiasalz und immer nur sehr wenig Eisen- (und Mangan-) Salz zuzusetzen, und die schwefelsauren, salpetersauren, phosphorsauren Verbindungen den Chloriden gegenüber überwiegen zu lassen. Die Auswahl der Salze, die man zusammenstellen will, um eine Pflanze durch ein künstliches Nährstoffgemenge zu ernähren, muss selbstredend die Basen und Säuren so enthalten, dass jedes als unentbehrlich bekannte Element wenigstens einmal vertreten ist.

Diese Angaben beziehen sich aber zunächst nur auf die Technik des Versuchs, sie geben dagegen noch keine Auskunft darüber, ob die dargebotenen Säuren und Basen wirklich immer in Form bestimmter Salze in die Wurzel eindringen, oder ob hier nicht Säuren und Basen mehr oder minder unabhängig von einander der aufnehmenden Zelle unterliegen; es erscheint dieser Zweifel im Voraus gerechtfertigt, wenn man bedenkt, dass (selbst unter der Voraussetzung, alle diese Säuren und Basen seien in Wasser gelöst vorhanden) über ihre gegenseitige Verbindung innerhalb des Wassers eine bestimmte Ansicht nicht immer besteht. Noch viel verwickelter wird die Frage nach der Verbindung, in welcher die Stoffe wirklich aufgenommen werden, wenn das Gemenge sich zugleich unter der Herrschaft der Adhäsionskräfte eines eigentlichen Vegetationsbodens befindet, und gewisse Stoffe erst durch die saure Wurzeloberfläche aufgelöst werden müssen.

Handelt es sich nicht darum, zu zeigen, welche Elemente und in welchen Verbindungen sie die Pflanze braucht, sondern um andere Zwecke, z. B. zu zeigen, dass überhaupt die Aschenbestandtheile unentbehrlich sind (d. h. unentbehrliche Elemente enthalten), oder zu beweisen, dass die Pflanze im Stande ist, dieselben nicht blos aus dem Boden, sondern auch aus einer Lösung oder aus verschiedenen Lösungen aufzunehmen, oder ist es für andere Zwecke wünschenswerth, mit Vermeidung jedes eigentlichen Bodens Pflanzen in einem von organischen Beimengungen freien Medium zu erziehen (z. B. bei Boussingault's Versuchen über Stickstoffassimilation), oder will man zum Zweck anderer Untersuchungen Landpflanzen mit unversehrten Wurzeln durch Vegetation in wässerigen Nährstofflösungen erziehen, oder das Wurzelwachsthum in einem durchsichtigen Medium beobachten u. s. w., so braucht man in allen diesen Fällen nicht erst zu einer künstlichen Zusammenstellung der nöthigen Salze zu greifen, sondern kann dazu die Asche derjenigen Pflanzenart, mit der man experimentirt, anwenden, oder sie durch die Asche anderer Pflanzen und vegetabilischer Gegenstände (z. B. von Composterde, von Dünger u. s. w.) ersetzen; wobei dann nach Erforderniss noch der Zusatz einer Stickstoffverbindung und die wenigstens theilweise Neutralisation der (alkalischen) Asche, (am besten durch Salpetersäure) nöthig wird, und überdies die bereits angegebenen und noch zu nennenden Bedingungen der Ernährung überhaupt zu berücksichtigen sind.

Es ist selbstverständlich, dass in allen denjenigen Fällen, wo Vegetationsversuche über die Entbehrlichkeit oder Unentbehrlichkeit eines durch die Wurzel aufzunehmenden Stoffes für die Pflanze, entscheiden sollen, oder wo man überhaupt bei einem Versuche genau zu wissen wünscht, was die Wurzeln in ihrer Umgebung finden, wo man ferner die Absorptionskräfte des Bodens ausschliessen will u. s. w., dass da die Mitwirkung eines gewöhnlichen Vegetationsbodens vermieden werden muss; es handelt sich alsdann darum, die Wurzeln in einem Medium sich entwickeln zu lassen, welcher ihnen die betreffenden Stoffe darbietet und dabei selbst noch bestimmte und bekannte Eigenschaften besitzt. Man hat zu diesen Zwecken den Vegetationsboden durch die verschiedensten Dinge, Schwefelblumen, reine Kohle, zerstossenen Quarz, Glasperlen, gereinigten Kiessand, Bimstein, und endlich



destillirtes Wasser zu ersetzen versucht. Da die anderen Medien entweder nur mit vieler Mühe rein, und nur mit namhaften Kosten in hinreichender Quantität darzustellen sind, da sie ferner durch ihre physikalische Beschaffenheit nicht selten stören, so erscheint es in vielen Fällen am zweckmässigsten, den Vegetationsboden durch destillirtes Wasser, welches die nöthigen Nährstoffe in geeigneter Form und Quantität enthält, zu ersetzen. Es werden dadurch, wie leicht begreiflich, zahlreiche Vorsichtsmassregeln nöthig, die Mischung und Concentration des Nährstoffgemenges erheischt Ueberlegung und vorläufiges Ausprobiren. Dass man aber in der That im Stande ist, auf diese Weise Landpflanzen ohne Boden zu üppiger Vegetation und Fruchtbildung zu bringen, habe ich zuerst gezeigt, und die in ihren wesentlichen Momenten von mir ausgebildete Methode ist von Stohmann und Nobbe selbst von Knop mit günstigem Erfolg angewendet worden.

Der Verlauf eines derartigen Vegetationsversuchs lässt sich z. B. folgendermassen leiten: man lässt die Samen in reinem Sande, oder in Sägespähnen soweit keimen, bis sie für die zu beschreibende Verwendung tauglich erscheinen; hat man die Besorgniss, es könnte schon während der ersten Keimungszeit aus jenen Medien irgend etwas in die Pflanze übergehen, so kann man die Samen gleich anfangs auf durchlöchertes Pergamentpapier oder auf ein Rosshaarnetz legen, welches über ein mit destillirtem Wasser gefülltes Gefäss so gespannt ist, dass die Samen von unten her befeuchtet werden; oder man macht von dünnen Glasstäben eine Art Hürde, auf welche man die Samen legt, so dass sie mit ihrer unteren Seite das Wasser berühren; oder man befestigt die Samen an Fäden, die man in ein Gefäss hinabhängen lässt, so dass sie das Wasser auf dem Boden desselben berühren u. s. w. Ist die Keimwurzel einige Centimeter lang geworden und hat sich die Plumula schon theilweise entwickelt, so bringt man die jungen Pflanzen vorläufig in Apparate wie Fig. 14. Man befestigt z. B. eine Maiskeimpflanze mit dem Blattkeim in dem Loch des Korkes *K*, in welches sie seitlich eingeschoben werden kann, so dass der Same *S* mit dem Endosperm unter den Kork kommt aber oberhalb des Wassers bleibt, in welches die Keimwurzel hinabtaucht; eine ähnliche Stellung kann man solchen Keimpflanzen geben, welche mit dicken Cotyledonen, die unter der Erde bleiben, versehen sind; das Endosperm oder fleischige Cotyledonen dürfen niemals in's Wasser tauchen, sie brauchen aber eine feuchte Umgebung, die sie in dem Raume unter dem Kork finden. Wie man Pflanzen, welche nach Art der Coniferen oder der Chenopodiaceen keimen, zu befestigen hat, lässt sich leicht ermessen; es ist festzuhalten, dass nichts als die eigentliche Wurzel in's Wasser tauchen darf. Den Glascylinder *N* stellt man in einen Hohlcylinder von Pappdeckel, oder man umwickelt ihn mit schwarzem Papier und bringt die Pflanze dann an einen hellen, der Sonne möglichst ausgesetzten Ort. Man kann für die ersten Tage den Cylinder mit destillirtem Wasser ohne alle Zusätze füllen; ich habe immer bemerkt, dass so die ersten Stadien der Keimung kräftiger durchlaufen werden, als wenn man gleich anfangs die Nährstoffe zusetzt. Hat die Keimpflanze das erste grüne Blatt entfaltet, dann ist sie auch fähig zu assimiliren, von aussen aufgenommene Stoffe zu verarbeiten und dies scheint die rechte Zeit, den nun schon hinreichend entwickelten Wurzeln die Nährstoffe zu bieten. Die Auflösung von Nährstoffen, deren Gesammtmasse 3 bis 4 Gewichtstheile auf 1000 Theile destillirten Wassers nicht wohl überschreiten darf, wird nun an Stelle des destillirten Wassers gebracht. Wird das Gefäss für die fortwachsende Pflanze zu eng, so setzt man sie in ein grösseres, womöglich ohne sie aus ihrem Kork herauszunehmen; ist dies nöthig, so muss man das Herausnehmen und Einschieben in den Kork immer durch den seitlichen Spalt bewerkstelligen. Zur Bereitung der Nährstofflösungen ist es am bequemsten, sich vorher eine hinreichende Quantität genau titrirter Lösungen der einzelnen Salze, die man verwenden



Fig. 14.

will, z. B. von salpetersaurem, schwefelsaurem, phosphorsaurem Kali, Natron, Kalk, schwefelsaurer Magnesia, Chlorkalium und Chlornatrium, Eisen und Mangansalzen herzustellen. Mit einer Pipette nimmt man daraus die nöthige Anzahl von Cubikcentimetern heraus und mischt das Nährstoffgemenge mit dem nöthigen Quantum destillirten Wassers. Man bemerkt, dass die klaren Salzlösungen, wenn sie zusammengebracht werden, Niederschläge geben, ja einzelne Salze, wie den dreibasisch phosphorsauren Kalk muss man geradezu, um ihn in hinreichender Menge zu verabreichen, als Pulver zusetzen, welches sich nur langsam während der Versuchsdauer auflöst. Es ist mit einem Wort nicht möglich, die Gesammtheit der für eine Pflanze nöthigen Säuren und Basen in solcher Quantität gleichzeitig in Lösung zu bringen, dass dabei die Lösung hinreichend concentrirt wäre und eine der Aschenzusammensetzung gleiche qualitative und quantitative Zusammensetzung zeige. Es muss sich nun ganz nach der Absicht des Versuchs richten, ob man die Nährstofflösung mit Niederschlägen anwenden will; soll die Pflanze in einer klaren Flüssigkeit wachsen, so muss bei geeigneter Zusammensetzung des Gemenges das Wasser (z. B. mit Salpetersäure) angesäuert werden, jedoch nur schwach; oder aber man schlägt den Weg ein, den ich als die »Methode der fractionirten Lösungen« beschrieben habe[1]), d. h. man macht zwei oder mehr Lösungen, indem man die einzelnen Salze so in zwei oder mehr Gruppen vertheilt, dass sie bei einer Gesammtconcentration jeder Lösung von 3—4 pro Mille keine Niederschläge geben und man lässt nun die Pflanze abwechselnd die eine und die andere Lösung aufnehmen. Da, wie meine Versuche gezeigt haben, auf diese Weise Mais und Bohnen ihren ganzen Entwickelungscyclus vollenden und namhafte Massen von organischer Substanz bilden, so beweist dieses Verfahren zugleich, dass die Pflanze die verschiedenen Nährstoffe nicht auf einmal aufzunehmen braucht, sondern auch abwechselnd bald die einen bald die andern; jedoch dürfen die Perioden des Wechsels der verschiedenen Lösungen nicht zu lang sein. Häufig hat es auf den guten Fortgang der Vegetation einen günstigen Einfluss, wenn man die Pflanze, nachdem sie wochenlang die Nährstofflösungen aufgenommen hat, in destillirtes Wasser stellt und einige Tage darin stehen lässt; es scheint, dass Letzteres sich zumal während der Fruchtreife der Versuchspflanze empfiehlt[2]). Kommt es darauf an, die Lösungen während gegebener Zeit nahezu constant zu erhalten, so giebt es kaum ein anderes Mittel, als sie wenigstens täglich zu erneuern, da durch die Wasseraufnahme und den verschiedenen Verbrauch der Nährstoffe die quantitative Zusammensetzung der Lösung beständigen Aenderungen unterliegt, die durch blosses Nachfüllen reinen Wassers oder durch Nachgiessen der betreffenden Lösung bis zum ursprünglichen Niveau nicht ausgeglichen werden können. Eine durch die Wurzeln selbst bewirkte Aenderung der Nährstofflösung, wenn diese Eisen enthält, macht sich sehr gewöhnlich gegen das Ende der Vegetation störend geltend: es tritt oft plötzlich die Bildung eines schwarzen Niederschlags von Schwefeleisen mit Geruch nach Schwefelwasserstoff ein: die Wurzeln werden schwarz und sterben ab. Häufige Erneuerung der Lösung reicht hin, dies zu vermeiden; nach Stohmann (Die landw. Vers.-Stat. Heft X. 66) soll das Eintreten alkalischer Reaction die Ursache sein, und die Wurzeln sollen selbst eine saure Lösung in kurzer Zeit alkalisch machen können. Ich habe jenen Reductionsvorgang zuerst 1860 (Die landw. Vers.-Stat. Heft VI. p. 246) beschrieben.

Welche verschiedene Variationen diese hier nur in ihren allgemeinsten Umrissen angedeutete Methode zulässt, zeigen die auf diese Art von mir, Nobbe, Stohmann, Knop ausgeführten Arbeiten. Es ist hier nicht nöthig, auf den unerfreulichen Streit, der sich über die Möglichkeit, Landpflanzen mit Ausschluss des Bodens vegetiren zu lassen, entsponnen hat, noch einmal zurückzukommen; Thatsache ist, dass seit der Zeit, wo ich zuerst eine genaue in

1) Dass diese Methode nicht absolut nöthig ist, um Landpflanzen in Wasser zu erziehen, dass man vielmehr dem Wasser die verschiedenen Salze (zum Theil ungelöst) zusetzen kann, ohne die Lösung zu wechseln, wurde durch Stohmann's Versuche bewiesen.

2) Man würde auf diese Weise wahrscheinlich die zu grossen Aschengehalte der in Lösungen erzogenen Pflanzen herabdrücken können.

alle Einzelnheiten eingehende Beschreibung meines Verfahrens lieferte, es auch Anderen gelungen ist, Landpflanzen mit wässrigen Lösungen zu ernähren[1]).

Meines Wissens sind die mit Ausschluss des Bodens in wässerigen Nährstofflösungen erzogenen Versuchspflanzen verhältnissmässig ebenso kräftig, ja kräftiger gewachsen, als bei früheren Versuchen, wo man reinen Sand, Kohle u. s. w. statt des Bodens anwendete; so erhielt[2]) ich z. B. 1860 unter anderen eine Maispflanze von 26,91 Gramm Trockengewichtmit 42 Körnern, wobei das Gewicht des angewandten Samens gleich 1 gesetzt, das der erzeugten Substanz = 60,88 war, das Gewicht der erzeugten Samen aber das 18,66fache des angewandten Samens betrug.

1861 erzog ich eine Maispflanze von 29,875 Gramm Trockengewicht, ebenfalls mit 42 reifen keimfähigen Körnern[3]) aus einem Samen von 0,2018 Gramm (lufttrocken), und einen Phaseolus nanus von 18,468 Gramm Trockensubstanz mit sechs keimfähigen Samen, wobei die Trockensubstanzvermehrung das 60fache des angewandten Samens betrug[4]). Nobbe erzog in wässerigen Lösungen Buchweizen u. a. bis zu 3,766 Gramm Trockengewicht, welches sich zu dem des angewandten Samens wie 215 zu 1 verhielt[5]). Stohmann erhielt u. a. eine Maispflanze von 84,3 Gramm Trockengewicht bei 731facher Vermehrung des Samengewichts und in einem Falle erhielt er 370 keimfähige Körner[6]); nach jahrelangen Zweifeln an der Möglichkeit und planlosem Herumtasten erzog endlich 1861 auch Knop eine Maispflanze bis zu 50,288 Gramm Trockenmasse[7]).

Ich lege desshalb Werth auf die Angabe dieser Zahlen, weil unter Umständen die Bedeutung eines Stoffs als Nährstoff nur dann erwiesen werden kann, wenn es ohne seine Mithilfe nicht gelingt, grössere Massen von Trockengewicht zu erzeugen, während seine Mithilfe das Samengewicht um eine hohe Ziffer vervielfältigt. Soll dies aber durch den Versuch erweisbar sein, so muss vorher der Beweis geliefert werden, dass die Versuchsmethode an sich kein Hinderniss einer üppigen Vegetation darstellt. Jede Methode von Vegetationsversuchen, welche an sich schon, abgesehen von der Gegenwart oder dem Fehlen gewisser

1) Für denjenigen, der sich näher um den Gegenstand interessirt und die Arbeiten, welche darüber erschienen sind, bezüglich der Prioritätsfrage richtig beurtheilen will, sei hier nur das Eine als maassgebend bemerkt, dass es nicht darum sich handelt, ob Landpflanzen (oder gar Wasserpflanzen) eine Zeit lang in Wasser fortleben können, sondern darum, wie man es anfangen muss, um eine Landpflanze vom keimenden Samen an, mit Ausschluss des Bodens, unter Zusatz bestimmt gekannter Nährstoffe, mit Sicherheit so zu erziehen, dass sie unter Multiplication des Samengewichts, alle ihre Organe entfaltet und neue Samen producirt, welche ihrerseits keimfähig sind. Dies zuerst gethan zu haben, ist mein unantastbares Eigenthum, worüber meine Bemerkungen in Erdmann's und Werther's Journal für praktische Chemie 1861, p. 373 ff. die nöthige Auskunft geben. In dem 6. Hefte der »landwirthschaftlichen Versuchsstationen« 1860 erschien gleichzeitig eine Abhandlung von mir und von Knop, ich hatte dort über eine Reihe gelungener Vegetationen von Maispflanzen in wässrigen Lösungen zu berichten, während Knop a. a. O. p. 280 seine Resultate zusammenstellt und p. 287 unten selbst sagt, er habe von solchen Versuchen auch »kein anderes als ein abnormes Ergebniss erwartet und bis jetzt auch nur solche erhalten«. In meiner Arbeit am genannten Orte findet man die verschiedenen Gesichtspuncte der Anstellung und Beurtheilung eingehend dargelegt, so wie auch die Geschichte des Gegenstandes behandelt; die Experimente Du Hamel's (physique des arbres II. 202), welcher in Flusswasser Bohnen mit reifen Früchten erzog, eine Eiche acht Jahre lang in Wasser vegetiren liess u. s. w. habe ich zuerst aus ihrer Vergessenheit wieder ans Licht gezogen.

2) »Die landwirthsch. Versuchsstationen« Heft VI. p. 249.

3) Annalen der Landwirthschaft in den kön. preuss. Staaten 1862. Wochenblatt Nr. 19. p. 184.

4) Ibidem p. 235. Nr. 25.

5) Die »landwirthschaftl. Versuchsstationen Heft XII. p. 336.

6) v. Liebig: Die Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur und Physiologie II. 411.

7) »Die landwirthsch. Vers.-Stat. Heft XI. p. 183.



Stoffe, keine **g r o s s e n** Gewichtszunahmen gestattet, lässt im vorkommenden Fall den Zweifel übrig, ob das Nichtgedeihen einer Pflanze dem Fehlen eines Stoffes, oder anderen Umständen zuzuschreiben sei. Dieser Umstand ist es, der einen Theil der vom Fürsten Salm Horstmar gewonnenen Resultate minder werthvoll macht, als sie es bei der tiefen Einsicht und Geschicklichkeit dieses Experimentators sein würden. Dass nicht jede kleine Gewichtszunahme, welche ein Nahrungsgemenge erzeugt, den Beweis für eine normale Stoffbildung in der Pflanze liefert, hat J. von Liebig aus einigen der classischen Vegetationsversuche Boussingault's klar dargelegt [1]), indem er zeigt, wie Pflanzen selbst das 3½fache Samengewicht erreichen können, ohne desshalb an Stickstoff, also auch ohne an stickstoffhaltiger Substanz (Protoplasma) zuzunehmen, wenn ihnen nämlich assimilirbarer Stickstoff vollständig vorenthalten wird. Die Gewichtszunahme an Trockensubstanz trifft in diesem Falle die stickstofffreien Substanzen allein, die sich, wie Liebig hervorhebt, mit Hilfe der im Samen ursprünglich enthaltenen stickstoffhaltigen Substanz, bis auf das 2½fache des Samengewichts vermehrten. Wollte man nun, aus dem Umstande, dass eine Pflanze, ohne Zufuhr von assimilirbarem Stickstoffe, eine (kleine) Gewichtszunahme zeigt, folgern, dass der Stickstoff für sie unnöthig, entbehrlich sei, so würde man offenbar einen argen Fehler begehen; dasselbe Princip ist aber auch beim Natron u. s. w. anzuwenden; nur dann, wenn die Gewichtszunahme der Trockensubstanz ein **g r o s s e s** Multiplum der Samenmasse darstellt, ist man berechtigt anzunehmen, dass der etwa fehlende Stoff für die allseitige Bildung der Pflanzensubstanz gleichgiltig sei. So wie in Boussingault's Versuchen die im Samen enthaltene stickstoffhaltige Substanz unter Mitwirkung der Mineralstoffe beständig neue Massen stickstofffreier Substanz erzeugte, indem sie die bereits gebildeten Blätter verlassend in die jungen überging und dort von Neuem die Assimilation stickstofffreier Substanz vermittelte, so könnte es auch bei anderen Stoffen geschehen. — Wenn nun auch die wiederholte Verwendung eines Stoffes bei der Assimilation in der Pflanze, nachdem von Liebig gegebenen Schema, eine einseitige Vermehrung anderer Stoffe möglich macht, so bleibt es doch eine einseitige Stoffbildung und die Pflanze wird endlich dabei zu Grunde gehen, wie es in den betreffenden Boussingault'schen Versuchen der Fall war; eine grosse Gewichtsvermehrung der organischen Substanz wird so nicht eintreten können, und darum ist eine **g r o s s e** Gewichtsvermehrung das erste Kriterium, welches darüber Auskunft giebt, ob ein von der Nahrung ausgeschlossener Stoff entbehrlich ist.

Schliesslich ist noch auf einen Gesichtspunct bei Beurtheilung der Wirkung bestimmter Nährstoffgemenge auf den Verlauf der Vegetation aufmerksam zu machen. In manchen Fällen ist es nöthig, um überhaupt ein Urtheil zu gewinnen, dass die Pflanze nicht nur ihr Trockengewicht auf ein Vielfaches des Samens steigere, sondern auch, dass sie Blüthen und Früchte producire. Nun kann aber ganz unabhängig von dem Ernährungszustande der Pflanze die Fruchtbildung dennoch unterbleiben, wenn die mechanische Bedingung der Befruchtung, die geeignete Uebertragung des Pollens nicht stattfindet; bei vielen Pflanzen sind die Insecten zu diesem Zwecke bekanntlich unentbehrlich, bei vielen tritt die Reife des Pollens und der Narbe nicht gleichzeitig ein, bei manchen ist aus anderen Gründen die Befruchtung einer Blüthe oder einer Pflanze mit sich selbst erschwert. Nimmt man auf diese Umstände keine Rücksicht, hilft man, wo es nöthig ist, nicht nach, so kann bei der besternährten Pflanze die Befruchtung unterbleiben und der Irrthum entstehen, es sei eine durch abnorme Ernährung bewirkte Unregelmässigkeit in den Zustand der Pflanze eingetreten. Mit einem Worte, das blosse Unterbleiben der Fruchtbildung ist niemals ein Kriterium für den befruchtungsunfähigen Zustand der Pflanze; die Frage, ob die Pflanze befruchtungsfähig sei oder nicht, muss, wenn keine Befruchtung eintrat, besonders beantwortet werden.

---

1) J. v. Liebig: Die Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur und Physiologie 1865. II. 47. Vergl. Boussingault's Versuche: Ann. de chemie et de phys. sér. III. XLIII. 149. und Boussingault's Agronomie, Chimie agricole et Physiol. 1860. Paris I. p. 35—37; p. 49 und besonders p. 64.





b. Die Elemente der verbrennlichen Substanz[1].

§ 37. Der Kohlenstoff wird von den chlorophyllhaltigen Pflanzen, welche nicht schmarotzen und welche nicht nothwendig an humosen Boden gebunden sind, ausschliesslich dadurch gewonnen, dass sie Kohlensäure aus der Luft oder aus dem umgebenden Wasser aufnehmen und dafür Sauerstoff unter dem Einflusse des Lichts abscheiden.

Die Beweise dafür, dass die genannten Pflanzen ihren Kohlenstoffbedarf zur Bildung ihrer organischen Substanzen, die ohne Ausnahme Kohlenstoff enthalten, aus der Kohlensäure beziehen und ihn in vielen Fällen ganz ausschliesslich aus dieser beziehen, sind vollkommen geliefert worden.

1) Alle Pflanzen, welche Kohlensäure am Lichte nicht zersetzen können, fallen hier von selbst weg, da sie nur entweder unmittelbar von den Assimilationsproducten der chlorophyllhaltigen Pflanzen, welche Kohlensäure zersetzen, leben (chlorophyllfreie Schmarotzer) oder sich von den organischen Zersetzungsproducten anderer Organismen ernähren (die chlorophyllfreien Nichtschmarotzer z. B. viele grosse Pilze, Monotropa, Neottia nidus avis); diejenigen chlorophyllhaltigen Pflanzen, welche zugleich schmarotzen (Viscum album, Thesium, manche Rhynanthaceen) oder welche in keinem anderen als humosem Boden gedeihen und wahrscheinlich nebenbei einen Theil ihrer Substanz durch von aussen her aufgenommene organische Verbindungen bilden, können bei der Hauptfrage, woraus der Kohlenstoffbedarf des vegetabilischen Körpers gedeckt wird, ebenfalls ausser Acht bleiben. Wenn die genannten Kategorien von Pflanzen ganz oder theilweise von organischen (kohlehaltigen) Verbindungen leben, so muss es nothwendig andere Ursachen geben, welche aus der einzigen ursprünglichen Kohlenstoffverbindung: der Kohlensäure, im Stande sind organische Kohlenstoffverbindungen zu erzeugen. Diese Ursache ist die chlorophyllhaltige Zelle. Bei allen nicht chlorophyllhaltigen Pflanzen oder Pflanzentheilen wird durch die beständige Athmung ein Theil der organischen Substanz verbrannt und der Kohlenstoff als Kohlensäure ausgeschieden. Wenn es allein chlorophyllfreie Pflanzen gäbe, so würde auch ohne Mitwirkung der Thiere endlich alle organische Substanz aufgebraucht werden. Nur dadurch, dass die assimilirende Thätigkeit aller chlorophyllhaltigen Zellen auf der Erde ausgiebiger ist in der Production organischer Substanz als der Verbrauch derselben durch Athmung der Pflanzen und Thiere, ist das Bestehen der organischen Reiche gesichert. Dass trotz des

---

1) Die wichtigsten Werke über die Abschnitte b und c sind: Theodore de Saussure: Recherches chimiques sur la végétation 1804. J. v. Liebig: Die Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur und Physiologie; erster Theil. H. v. Mohl: Die vegetabilische Zelle, c. Nahrungsstoffe. Boussingault: Agronomie, Chimie agricole et Physiologie. Paris 1860. I. Rochleder: Chemie und Physiologie der Pflanzen 1858. 101 ff. Einige wichtige Bemerkungen bei Carl Voit: Untersuchungen über den Einfluss des Kochsalzes, des Kaffees und der Muskelbewegungen auf den Stoffwechsel 1860. München: in der Einleitung. Kein Theil der Pflanzenphysiologie bietet eine so reichhaltige Literatur wie dieser, es würde ein Buch erfordern, um alle einzelnen Fragepuncte, die sich hier geltend machen, kritisch zu bearbeiten; auch ist dies kaum nöthig, da die wichtigsten Werke darüber allgemein bekannt und gelesen sind. Ich begnüge mich daher mit einem sehr kurzen Referat, welches wesentlich nur das berücksichtigt, was zum Verständniss der folgenden Abhandlungen nöthig ist.



Verbrauchs humoser Zersetzungsproducte durch verschiedene Thiere und Pflanzen und trotz der beständigen Verbrennung des Humus durch den atmosphärischen Sauerstoff, die Quantität des Humus auf einem Vegetationsboden sich dennoch nicht vermindert, sondern vermehrt, beweist, dass die Bildung organischer Substanz durch den Assimilationsprocess der chlorophyllhaltigen Pflanzen bei weitem ausgiebiger ist, als der Verbrauch derselben durch jene Agentien.

2) Dass es Pflanzen giebt, welche den zur Bildung der Gesammtmasse ihrer organischen Substanz nöthigen Kohlenstoff aus der Kohlensäure der Luft beziehen, lehren folgende Fälle:

a) Das Vorkommen von Flechten auf kahlen Felsen, selbst Glas; die Vegetation der chlorophyllhaltigen Epiphyten, die keine anderen, als Luftwurzeln besitzen. Die geringen Mengen organischen Staubes, welche man hier als mitthätig betrachten könnte, kommen schon insofern ausser Betracht, als nicht einzusehen ist, in welcher Form diese organische Substanz als solche in diese Pflanzen gelangen sollte.

b) Die Möglichkeit, chlorophyllhaltige Wasserpflanzen in destillirtem Wasser, welches nur Aschenbestandtheile enthält, in volle Vegetation zu versetzen, wie es mit Protococcaceen, Palmellaceen und Conferven gelingt, wo aus einigen Zellen, welche die Klarheit der Lösung nicht beeinträchtigen, am Lichte binnen wenigen Wochen dicke Polster und Häute grüner Pflanzenmasse entstehen, auch dann, wenn das Hinzutreten von organischem Staube sorgfältig vermieden wird.

c) Die Möglichkeit, Landpflanzen in einem Boden, dem durch Glühen und Waschen sämmtliche organische Stoffe entzogen sind (wie in Boussingault's Versuchen über die Stickstoffassimilation), zur Multiplication ihres Samengewichts durch Bildung von kohlehaltiger Substanz auf Kosten der Kohlensäure allein, zu veranlassen.

d) Die Möglichkeit, Landpflanzen (Culturpflanzen, die sonst meist in humushaltigem Boden wachsen) in wässrigen Lösungen ihrer Aschenbestandtheile unter Zusatz eines salpetersauren oder Ammoniaksalzes zu einer Vegetation zu veranlassen, welche das 60 bis Mehrhundertfache ihres Samengewichts an Trockenmasse producirt, wobei ungefähr die Hälfte des Products als Kohlenstoff zu betrachten ist, der nur allein aus der Kohlensäure der Luft stammen kann.

e) Die Unfähigkeit aller chlorophyllhaltigen bisher untersuchten Pflanzen, ohne Kohlensäurezersetzung, d. h. im Finstern, ihre organische Substanz zu vermehren (sie wird im Gegentheil wesentlich vermindert).

Dass das Chlorophyllkorn (das grün gefärbte Protoplasma überhaupt) das Organ der Sauerstoffabscheidung und somit der Kohlenstoffassimilation und folglich auch der Neubildung organischer Substanz auf Kosten der Kohlensäure ist, dass ein Theil der Kräfte zur Ueberwindung der chemischen Verwandtschaft, zur Trennung des Kohlenstoffs (und Wasserstoffs) vom Sauerstoff, durch das Licht geliefert wird, wurde bereits in der ersten Abhandlung (zumal § 8) ausgeführt; keine chlorophyllfreie Pflanze und keine chlorophyllfreie Zelle einer chlorophyllhaltigen Pflanze, kann weder im Finstern noch im Lichte auf Kosten von Kohlensäure organische Substanz bilden, da sie keinen Sauerstoff abscheidet; alle solche Zellen leben nur von den Assimilationsproducten der chlorophyllhal-

tigen Zellen (derselben oder anderer Pflanzen), indem sie dieselben noch weiter verändern; chlorophyllhaltige Zellen können ohne Licht von bestimmter Brechbarkeit keinen Sauerstoff abscheiden, folglich auch im Finstern keine organische Substanz auf Kosten von Kohlensäure und Wasser bilden, da letzteres nur unter Abscheidung von Sauerstoff denkbar ist: wenn eine Zelle auf Kosten von Kohlensäure und Wasser organische Stoffe bildet, so zeigt die Formel der Letzteren ohne Weiteres, dass dabei ein Theil des Sauerstoffs abgeschieden wurde, worauf sich diese Beweisführung stützt.

In Bezug auf die Fähigkeit organische, verbrennliche Substanz auf Kosten von Kohlensäure zu bilden oder aber von aussen her organische Substanzen in sich aufzunehmen und sie weiter zu verändern und zum Wachsthume zu benutzen, giebt es im Pflanzenreiche zwei Extreme, aber auch Uebergänge kommen sicherlich vor[1]). — Das eine Extrem bilden die Pflanzen, welche im Stande sind, die ganze Masse ihres Kohlenstoffbedarfs, selbst bei der üppigsten Vegetation durch Zersetzung von Kohlensäure zu decken; das andere Extrem bilden die chlorophyllfreien Pflanzen, welche niemals Kohlensäure zersetzen und daher ihre kohlehaltige Substanz in Form organischer Verbindungen von aussen her in sich aufnehmen müssen; solche Pflanzen sind entweder Schmarotzer oder sie nähren sich von den Leichen und Zersetzungsproducten anderer Organismen. Es steht aber nichts der Annahme entgegen, dass dieselben Pflanzen, deren chlorophyllhaltige Blätter Kohlensäure zersetzen und so organische Substanz bilden, gleichzeitig von aussen her schon organische Substanz aufnehmen und beiderlei Gewinn für sich, d. h. zur Bildung ihrer Organe benutzen[2]). In gewissem Sinne thun das alle Keimpflanzen, welche sich aus einem Endosperm ernähren; sie nehmen anfangs aus diesem (mit ihnen nicht verwachsenen) Gewebe assimilirte Stoffe und bilden daraus Organe, sobald sie aber auf diese Weise am Lichte grüne Blätter entwickelt haben, beginnen sie Kohlensäure zu zersetzen, und auf Kosten der gewonnenen Substanz vermehren sie ihre Organe. Eine Schmarotzerpflanze verhält sich zu ihrer Nährpflanze, wie der Keim zu seinem Endosperm; hat sie keine grünen Zellen, so wird sie Alles, was sie an kohlehaltiger Substanz braucht, aus jener nehmen, hat sie aber gleichzeitig grüne Blätter, wie die Rhinanthaceen, Thesien u. s. w., so ist nicht einzusehen, warum sie diese nicht zur Assimilation benutzen sollte, während ihre Haustorien assimilirte Stoffe aus der Nährpflanze ziehen. Nach einigen Versuchen von Pitra[3]) kann man fast glauben, dass Viscum album seine organische Substanz zum grössten Theile selbst bildet und aus der Nährpflanze nur oder doch

---

1) Vergl. H. v. Mohl: Veget. Zelle p. 237 ff.

2) Die Thatsache, dass der Humus an kaltes Wasser nur wenig organische Substanz abgiebt, beweist nicht, dass die Pflanzen sie nicht aufnehmen; ebenso gut könnte man aus dem Umstande, dass ein wässeriges Extract des vegetationsfähigen Bodens zu wenig Phosphorsäure und Kali enthält, um eine Pflanze zu ernähren, folgern, dass diese Stoffe nicht aufnehmbar seien. Wir wissen zunächst nicht, ob überhaupt die humussauren Salze für die Pflanze in Betracht kommen, sie sind ja nicht die einzigen Zersetzungsproducte der verwesenden Organismen, und wir wissen nicht, in welcher Form sich diejenigen organischen Stoffe im humosen Boden möglicherweise vorfinden, die von manchen Pflanzen aufgenommen werden.

3) Die verschiedenen Grade des Parasitismus sind bisher viel zu wenig bei der Theorie der Pflanzenernährung berücksichtigt worden: Material enthalten folgende Arbeiten: Charles Lory: Observ. s. l. respir. et la struct. des Orobanches in Ann. des sc. nat. 1847. T. 8. p. 158. — Duchartre über Lathraea clandestina in Comptes rendus 1843. T. 17. p. 1328. — Ad. Chatin ebenda 1863. T. 57. p. 771. — Hooker über Myzodendron in Ann. des sc. nat. 1846. T. 5 u. 6. — Mitten über Thesium linophyllum ebenda 1847. T. 7. p. 127, Decaisne über Rhinanthaceen ebenda T. 8. p. 5. Pitra über Viscum album u. a. in Bot. Zeitg. 1861. Nr. 9. — Duchartre über Monotropa in Ann. des sc. nat. 1846. T. 6. p. 29 ff. — Unger: Beiträge z. Kenntniss der parasit. Pfl. in Ann. des Wiener Museums II. — Uloth über Cuscuta in Flora 1860. p. 257. — W. H. de Vriese: Sur les Rafflesias Rochussenii et Patma 1853. — Schacht: Beiträge zur Anatomie und Physiol. der Pfl. 1854.

hauptsächlich nur unorganische, nicht assimilirte Stoffe schöpft. So ist es auch denkbar, dass nicht schmarotzende Pflanzen, mit grünen Blättern, welche ausschliesslich in sehr humosem Boden wachsen, einen Theil ihrer organisirbaren Substanz durch Aufnahme organischer Stoffe, einen Theil durch Assimilation der Kohlensäure gewinnen.

Die im § gegebene Darstellung rechtfertigt sich, weil die einfache Beobachtung der Thatsache, dass chlorophyllhaltige Pflanzentheile oder Zellen, unter unseren Augen Kohlensäure zersetzen, noch nicht hinreicht, die Herkunft des Kohlenstoffs in den Pflanzensubstanzen und was damit zusammenhängt, genügend zu beleuchten; erst wenn man aus anderen Gründen weiss, dass gewisse Pflanzen ihren ganzen Kohlenstoffbedarf aus Kohlensäure decken, und dass schliesslich alle organische Substanz einem solchen Process ihre Entstehung verdankt, gewinnt die so leicht wahrnehmbare Aufnahme der Kohlensäure und die Abscheidung von Sauerstoff aus chlorophyllhaltigen Organen ihre ganze Bedeutung. — Ingenhouss[1]) entdeckte 1779, dass Wurzeln, Blüthen, Früchte beständig Kohlensäure bilden und sie aushauchen, dass dagegen die grünen Organe allein im Sonnenlichte oder hellen Tageslicht aufhören, dies zu thun und nur Sauerstoff aushauchen. Senebier bewies dann[2]), dass das ausgehauchte Sauerstoffgas durch Zerlegung der von aussen aufgenommenen Kohlensäure gebildet wird, indem die Pflanze den Kohlenstoff zurückbehält, und dass die grünen Organe auch die im Gewebe selbst durch Athmung gebildete Kohlensäure am Lichte zerlegen können (p. 244. a. a. O.). Th. de Saussure befestigte und erweiterte Senebier's Angaben zumal dadurch, dass er bessere Methoden für quantitative Bestimmungen benutzte; er zeigte, dass das ausgehauchte Sauerstoffgas beständig mit Stickgas gemengt ist[3]), dass jenes dem Volumen nach ungefähr gleich ist der zerlegten Kohlensäure; dass das in geringer Quantität der atmosphärischen Luft beigemengte kohlensaure Gas die Vegetation nur dann begünstigt, wenn es durch grüne Organe zersetzt wird, daher schadet eine solche Beimengung den Keimpflanzen und auch den grünen Pflanzen, wenn dabei das Licht fehlt; »die Gegenwart oder vielmehr die Ausarbeitung des kohlensauren Gases ist der Vegetation der grünen Theile in der Sonne unentbehrlich; sie sterben ab, wenn man ihnen dabei das kohlensaure Gas entzieht, welches sie mit dem umgebenden Sauerstoff bilden« (wobei von Pflanzen in kleinen Recipienten die Rede ist); und »die Pflanzen assimiliren sich, indem sie das kohlensaure Gas zersetzen, einen Theil des Sauerstoffs, der in diesem kohlensauren Gase enthalten war«.

Dass nur die grünen Pflanzentheile unter Aufnahme von Kohlensäure Sauerstoff im Lichte aushauchen, ist eine Thatsache, die sich seit den ersten Beobachtungen in dieser Richtung jedem, der das Experiment selbst machte, sogleich aufdrängte. Dennoch zweifelte selbst Saussure an der ausnahmslosen Gesetzlichkeit, die hier zugleich die Ursache der Erscheinung enthüllt, weil rothe Blätter von Atriplex auch Sauerstoff abschieden; Corenwieder bestätigte diese Erfahrung für die rothblättrigen Varietäten von Haselnuss, Buche, Atriplex und Coleus[4]); Cloëz[5]) erklärte aber die Sache einfach, indem er den Chlorophyllgehalt der bunten Blätter nachwies. Er trennte die grünen, gelben und rothen Stellen der Blätter von Amaranthus tricolor mit der Scheere, und setzte sie unter gleichen Verhältnissen unter kohlensaurem Wasser dem Sonnenlichte aus, nur die grünen Theile allein producirten Sauerstoff; bei Amaranthus caudatus sind die drei Farben im Blatte gemischt und solche Blätter liefern cet. parib. weniger Sauerstoff als grüne; er kommt zu dem Schlusse, dass die Blätter nur nach Maassgabe der in ihnen enthaltenen grünen Materie die Kohlensäure zersetzen. Der wahre Satz ist also der, es kommt auf die äusserlich wahrnehmbare Färbung der Blät-

1) »Ueber Ernährung der Pfl. und Fruchtbarkeit des Bodens«: deutsch von G. Fischer, Leipzig 1798. p. 57.
2) Physiol. végét. III. 197 ff.
3) Recherches chimiques übers. v. Voigt 1805. p. 51 ff.
4) Comptes rendus 1863. p. 268.
5) ibidem p. 834.

ter nicht an, es handelt sich allein darum, ob in dem farbigen Zellsafte zugleich grüne Chlorophyllkörner enthalten sind oder nicht. Dass die von den grünen Geweben zu zersetzende Kohlensäure bald von diesen selbst aufgenommen, bald von den farblosen Theilen (Wurzeln) ihnen zugeführt, dass sie bald aus Luft, bald aus Wasser in die Pflanze gelangt, sind Thatsachen, die sich aus den späteren Betrachtungen über Gasdiffusion und Durchlüftung der Pflanze von selbst ergeben. Für die Landpflanzen ist es wohl wahrscheinlich, dass sie die grösste Menge Kohlensäure unmittelbar durch die Blätter aus der Luft aufnehmen, wie der bekannte Versuch Boussingault's[1]) mit der Weinrebe, ebenso Saussure's Versuche, die von Daubeny[2]), Vogel und Wittwer[3]) beweisen. Dass Wasserpflanzen sowie in Wasser gelegte Landpflanzen aus diesem Kohlensäure aufnehmen und dafür Sauerstoff aushauchen, ist leicht zu beobachten.

Es wäre ein Irrthum, weil das abgeschiedene Gas untergetauchter Pflanzen oft aus farblosen Theilen, selbst aus der Wurzel (Vallisneria) entweicht, glauben zu wollen, es werde an diesen Gewebestellen auch Kohlensäure zersetzt; dass das nicht der Fall ist, zeigt hinlänglich der Umstand, dass solche Theilefür sich allein (abgeschnitten) niemals Sauerstoff entwickeln, während jedes grüne Blattstück dies für sich thut; jene Erscheinung erklärt sich einfach daraus, dass das in der Pflanze abgeschiedene Gas zunächst in die Intercellularräume übertritt und nun dort entweicht, wo es eine Oeffnung findet; die natürlichen Oeffnungen bei Landpflanzen zu diesem Zweck sind die Spaltöffnungen, aber diese schliessen sich gewöhnlich unter Wasser, das gebildete Gas entweicht daher an zufälligen Rissen oder am gemachten Querschnitt. Dutrochet[4]) tauchte ein Nymphaeablatt sammt dem Stielquerschnitt unter Wasser, dann traten die Luftblasen allein aus dem Stiele, weil die benetzten Spaltöffnungen verschlossen waren; liess er dagegen die Blätter von Nymphaea und Hydrocharis in gewohnter Lage schwimmen, so trat aus dem Stiele im Wasser keine Luft aus, da diese durch die nun geöffneten Stomata entweichen konnte. Da bei submersen Wasserpflanzen das im Lichte abgeschiedene, in den Intercellularräumen angesammelte Gas keine Spaltöffnungen zum Austritte findet, so muss es durch zufällige Oeffnungen entweichen, sind solche aber nicht vorhanden, so entweicht es langsam durch Diffusion; dabei kann aber die Spannung des sich rasch mehrenden Gases in den Lufträumen der Pflanze sehr hoch steigen, wie der Umstand zeigt, dass bei Vallisneria oder Ceratophyllum, wenn sie am Lichte stehen, ohne Gasblasen abzuscheiden, ein Einstich an beliebiger Stelle plötzlich einen Blasenstrom ins Wasser austreten lässt, der nicht selten ein lebhaftes Geräusch veranlasst.

Die Lage des Blattes zur Lichtquelle ist nicht gleichgiltig, wie schon die Thatsache zeigt, dass die meisten Blätter das Streben haben (durch Heliotropismus) ihre Oberseite dem Lichte zuzuwenden; bei solchen Blättern ist das grüne Gewebe der Oberseite von dem der Unterseite wesentlich verschieden; bei aufrecht stehenden nicht oder wenig heliotropischen Blättern (Iris, Hyacinthus, Gräser) ist dieser Unterschied unbedeutend oder ganz verwischt. Dutrochet[5]) wendete ein Nymphaeablatt, welches bisher auf der Oberseite von diffusem Lichte getroffen pro Minute 24 Blasen gab, unter Wasser um und so gegen das Licht, dass nun allein die Unterseite beschienen wurde; nach 1/4 Stunde gab es nur noch 10 Blasen pro Minute, am folgenden Tage 5—6 Blasen, am dritten 2 Blasen, am vierten Tage hörte es ganz auf; am siebenten Tage wurde die Oberseite wieder dem Lichte zugekehrt und erst nach 2 Tagen begann die Ausscheidung wieder.

Der Einfluss der Lichtintensität wurde schon in der ersten Abhandlung besprochen, und hervorgehoben, dass auch im diffusen Lichte Gasabscheidung bei manchen Pflanzen eintritt. Dutrochet (Mém. I. 342) zeigte schon, dass im diffusen Lichte bei Nymphaea alba, Potamo-

1) Boussingault »Landwirthschaft« I. p. 40.
2) Philosoph. Transactions 1836. I. 149.
3) Abhandl. der k. bayer. Akad. d. Wiss. München VI. 1851—1852. p. 265.
4) Mémoires I. 341.
5) Mém. I. 354.



geton, Myriophyllum spicatum, Hydrocharis morsus ranae Luftblasen austreten, deren Sauerstoffgehalt grösser ist als der der Luft; und alle echten Schattenpflanzen müssen auch ohne directes Sonnenlicht Kohlensäure zersetzen können. Auch der Einfluss der Temperatur wurde schon erwähnt; F. de Faucoupret[1]) hat den Versuch gemacht, die Abhängigkeit der Kohlensäurezersetzung von Licht und Wärme durch eine empirische Formel darzustellen. In dem Ausdrucke $Q = A + Ct^2$ bedeute Q die in gegebener Zeit aufgenommene oder ausgehauchte Kohlensäure, A einen von der Temperatur unabhängigen Coëfficienten, der nach der Natur der Pflanze und Beleuchtung variirt; B dagegen hängt nur vom Lichte ab. Für Laurus Tinus findet er nun z. B.

im Finstern $Q = 0{,}733 + 0{,}0003\ t^2$
im diffus. Lichte $Q = 0{,}213 + 0{,}00021\ t^2$
direct. Sonnenlicht $O = 0{,}627 + 0{,}00014\ t^2$

für Temperaturen unter 0^0 wäre Ct^2 negativ zu nehmen. — In dem am Lichte ausgehauchten Sauerstoffgase glaubte Boussingault[2]) auch eine brennbare Kohlenstoffverbindung aufgefunden zu haben; aber Cloëz[3]) zeigte, dass bei Pflanzen unter natürlichen Verhältnissen (Potamogeton perfoliatus in fliessendem Wasser) kein brennbares Gas abgeschieden wird; Boussingault[4]) gab die Richtigkeit dieser Entgegnung zu und hielt nur fest, dass untergetauchte Blätter von Landpflanzen (also in abnormen Umständen) neben Stickstoff und Sauerstoff auch Kohlenoxyd aushauchen.

Das bei der Zersetzung der Kohlensäure am Licht ausgehauchte Gas ist niemals reiner Sauerstoff, sondern immer mit Stickgas gemengt; letzteres steigt in seinem procentischen Verhältniss um so mehr, je schwächer die gesammte Gasabscheidung wird (s. Daubeny a. a. O.); Unger hat gezeigt, dass das Stickgas, wie schon Daubeny angab aus der in die Pflanze eingedrungenen atmosphärischen Luft abstammt[5]). Trotzdem kann aber die Angabe von Cloëz und Gratiolet sehr wohl richtig sein, dass Wasserpflanzen auch im luftfreien Wasser Stickgas ausscheiden, welches sie in diesem Falle durch Zersetzung ihrer eigenen Substanz verlieren[6]).

Dass die chlorophyllhaltigen Parasiten Kohlensäure zersetzen, hat de Luck (bei Rochleder: Chemie und Phys. d. Pfl. p. 106) dargethan: 4 Loth abgeschnittener Zweige von Viscum album hauchten unter kohlensaurem Wasser in der Mittagsonne innerhalb 2 Stunden 20 C. C. Gas aus, welches aus 61,5% Sauerstoff, 8,8% Kohlensäure und 29,7% Stickstoff bestand. — Dagegen ist bei chlorophyllfreien Pflanzen (Parasiten und Humusbewohnern) bisher niemals Sauerstoffabscheidung aus Kohlensäure beobachtet worden, sie verzehren im Gegentheil grosse Mengen von Sauerstoff, indem sie durch Athmung einen Theil ihrer organischen Substanz verbrennen und Kohlensäure (nebst Wasser?) bilden, gleich den Keimpflanzen; das directe Sonnenlicht steigert diesen Process, indem es die Temperatur erhöht[7]).

§ 38. Der Wasserstoff, der neben Kohlenstoff keiner organischen Verbindung (mit Ausnahme der wasserfreien Oxalsäure) fehlt, kann auf zweierlei Quellen von sehr verschiedener Ausgiebigkeit zurückgeführt werden: auf das Wasser und das Ammoniak. Es liegt kein Grund vor, anzunehmen, dass die stickstofffreien Verbindungen der Pflanze ihren Wasserstoff auf andere Weise als durch Zersetzung des Wassers erlangen sollten, und da diese Verbindungen die

1) Comptes rendus 1864. T. 58. p. 334.
2) Ann. de chimie et de phys. 3 Sér. 1862. T. 66.
3) Comptes rendus 1863. T. 57. p. 354.
4) ibid. p. 413.
5) Sitzungsber. der kais. Akad. d. Wiss. 1853. Bd. X. 414.
6) Ann. de chimie et de phys. T. 32. p. 41.
7) S. Athmung und zumal Lory: Ann. des sc. nat. 1847. T. 8. p. 158.

bei weitem überwiegende Masse der Assimilationsproducte ausmachen, so darf das Wasser ohne Weiteres als die Hauptquelle des Wasserstoffs in der organischen Substanz der Pflanze bezeichnet werden. Insofern aber anderseits an der Bildung der Eiweissstoffe wenigstens unter Umständen Ammoniaksalze theilnehmen, insofern viele stickstoffhaltige Assimilationsproducte als Derivate des Ammoniaks zu betrachten sind, muss nun auch der im Ammoniak enthaltene Wasserstoff in Betracht kommen. — Da die überwiegende Quantität des in der organischen Substanz einer Pflanze enthaltenen Wasserstoffs aus dem Wasser stammt, so muss ein Theil des damit verbunden gewesenen Sauerstoffs oder bei sauerstofffreien Verbindungen die ganze Menge desselben abgeschieden worden sein. Es ist wahrscheinlich, dass ein Theil des von der Pflanze unter Kohlensäureaufnahme ausgehauchten Sauerstoffs von zersetztem Wasser herrührt, während bei der Zersetzung der Kohlensäure nur ein Atom ihres Sauerstoffs austritt. Für zahlreiche in der Pflanze erzeugte Verbindungen versteht sich aber die Wasserzersetzung so zu sagen von selbst; bei der Erzeugung aller solcher Verbindungen, welche weniger Sauerstoff enthalten als zur Wasserbildung mit dem vorhandenen Wasserstoffe nöthig ist (z. B. den Fettsäuren), ist nicht nur Sauerstoff der Kohlensäure sondern auch des Wassers abgeschieden worden, und da wo die organische Verbindung neben Kohlenstoff und Wasserstoff gar keinen Sauerstoff enthält, ist selbstredend der ganze Sauerstoff der Kohlensäure und des Wassers, welche jene Elemente geliefert haben, abgeschieden worden; es ist aber nicht nöthig, dass bei der Bildung der sehr sauerstoffarmen und sauerstofffreien Verbindungen Sauerstoffgas aus der Pflanze austritt, da man sich vorstellen kann, dass ein aus Kohlenstoff, Wasserstoff, Sauerstoff bestehender Körper durch Spaltung in einen sauerstoffarmen und einen sauerstoffreichen zerfällt[1].

Das Wasser ist aber nicht nur insofern eine Nährsubstanz, als es den Wasserstoff und einen Theil des Sauerstoffs der organischen Atomverbindungen liefert, sondern das Wasser selbst als solches betheiligt sich in verschiedener Art an der Organisation der Pflanze; alle gestalteten Theile der Zelle sind mit Wasser durchtränkt und ein bestimmtes Quantum von Wassermolecülen tritt mit ein in die moleculare Organisation der Zellhaut, des Protoplasmas, des Zellkerns, des Stärkekorns der Chorophyllsubstanz u. s. w. Alle diese Gebilde bestehen keineswegs bloss aus ihrer organischen Substanz, sondern aus einer bestimmten Zusammenlagerung dieser mit den Wassermolecülen (s. die Abhandlung über den Molecularbau der organisirten Gebilde); werden die letzteren theilweise oder ganz entzogen, so verliert die Zellhaut, das Protoplasma u. s. w. seine innere, lebensfähige Structur: das Wasser gehört zur Formbildung der Pflanzenorgane ähnlich, wie es zur Bildung vieler Krystalle gehört und das in solcher Weise als Nährstoff und Bildungsstoff benutzte Wasser kann in analogem Sinne als Organisationswasser bezeichnet werden, wie man von Krystallisationswasser spricht. — Ausserdem ist aber das Wasser der allgemeine Ver-

---

1) »So z. B. zerfällt das Pinipicrin, der Bitterstoff von Pinus sylvestris, in Ericinol und Zucker:

$$\underbrace{C^{44}H^{36}O^{22}}_{\text{Pinipicrin}} + 4\,HO = \underbrace{C^{20}H^{16}O^{2}}_{\text{Ericinol}} + \underbrace{2\,(C^{12}H^{12}O^{12})}_{\text{Zucker.}}$$

Dies nebst anderen hierher gehörigen Bemerkungen in Rochleder's »Phytochemie« 1854. p. 325.

mittler der Lösungserscheinungen innerhalb der Zelle, bei der Stoffbewegung der Träger der verschiedenen Verbindungen, welche von einem Orte zum andern hin befördert werden sollen; endlich ist für jede geschlossene Zelle ein gewisses Minimum von Wasser nöthig, um die Wandungen in Spannung zu erhalten, worauf wir in der Abhandlung über Gewebespannung zurückkommen.

§ 39. Der Sauerstoff kann nur insofern zu den Nährstoffen gerechnet werden, als er in die Formel der organischen, von der Pflanze erzeugten Verbindungen eintritt, folglich zur Gewichtsvermehrung der Trockensubstanz der Pflanze beiträgt. Insofern dagegen das Sauerstoffgas von aussen her in die Pflanze eindringt, Oxydationen bewirkt und zur Bildung von Kohlensäure und Wasser auf Kosten organischer Substanzen dient, wirkt es dahin, die Trockensubstanz der Pflanze zu vermindern und kann somit nicht als Nährstoff gelten; der letztgenannte Vorgang muss vielmehr nach gewöhnlichem Sprachgebrauch als Athmungsprocess dem der Ernährung entgegengestellt werden; die Sauerstoffathmung ist für die Lebenserscheinungen ebenso nöthig wie die Ernährung, aber sie ist nicht ein Theil der Ernährung. Wenn ein Same unter Aufnahme von destillirtem Wasser, Wärme und Sauerstoff keimt, so verliert er dabei an Trockengewicht, indem der aufgenommene Sauerstoff einen Theil seiner organischen Substanz zu Kohlensäure und Wasser verbrennt; will man das durchaus zur Ernährung rechnen, so mag man es immerhin thun, nur misbraucht man dabei die Sprache, die unter Ernährung gerade das Gegentheil von Gewichtsabnahme versteht.

Insofern nun aber der Sauerstoff ein integrirender Bestandtheil in der chemischen Formel der Kohlehydrate, Fette, Eiweissstoffe u. s. w. ist, ist er ein Nährstoff und die Frage nach dem Ursprunge dieses Nährstoffs ist im Allgemeinen damit beantwortet, dass wie erwähnt, fast die ganze Masse aller Nährstoffe in Form von Sauerstoffverbindungen in die Pflanze eintritt und zwar derart, dass zur Bildung der Pflanzensubstanz der bei weitem grösste Theil dieses Sauerstoffs abgeschieden werden muss. Wenn trotz dieses Ueberflusses an Sauerstoff, den die Pflanze bei ihrer Assimilationsthätigkeit auswirft, dennoch eine beständige Aufnahme von Sauerstoffgas in die Pflanze stattfindet, so weiset schon dies darauf hin, dass das so eingeathmete Gas zu ganz anderen Zwecken dient, als das in den Nährstoffverbindungen aufgenommene Quantum (s. Athmung).

§ 40. Der Stickstoff wird von den Pflanzen als freies unverbundenes Gas, als atmosphärischer Stickstoff zwar aufgenommen aber nicht als Nährstoff benutzt; wenn es darauf ankommt, stickstoffhaltige Pflanzensubstanz vor Allem Eiweissstoffe zu bilden, so muss der Stickstoff in Verbindung mit anderen Elementen zunächst als salpetersaures oder als Ammoniaksalz in die Zellen eintreten, ungewiss ist es, ob er auch in organischen Verbindungen (von nicht schmarotzenden Pflanzen) als Nahrung unmittelbar benutzt wird.

J. v. Liebig hat zuerst, und vorzugsweise gestützt auf theoretische Gründe, mit Bestimmtheit die Ammoniakverbindungen (und die aus ihnen abzuleitenden salpetersauren Verbindungen) als die nächste Quelle bezeichnet, aus welcher die Pflanzen ihren Stickstoffbedarf decken [1]). Dass der unverbundene atmosphä-

1) Vergl. J. v. Liebig: Die Chem. in ihr. Anw. auf Agr. u. Phys. 1865. I. p. 54 u. 55 die Anmerkung.



rische Stickstoff von den Pflanzen nicht als Nährstoff benutzt wird, wurde zuerst von Th. de Saussure angedeutet[1], durch Boussingault's langjährige Vegetationsversuche aber zuerst experimentell bewiesen[2]), und dann durch die von Gilbert, Lawes und Pugh bestätigt; die von den Genannten ausgeführten Versuche mit sterilem festen Boden sowohl als die zahlreichen Vegetationsversuche mit wässerigen Lösungen haben gezeigt, dass zur Bildung stickstoffhaltiger Pflanzensubstanz Ammoniak- und noch mehr salpetersaure Salze vollkommen genügen (natürlich nur in Gegenwart aller anderen Nährstoffe). Dies Alles gilt indessen zunächst nur für die grosse Mehrheit der chlorophyllhaltigen Pflanzen; ob die echten Schmarotzer und die chlorophyllfreien Humusbewohner (wie Neottia nidus avis) ihren Stickstoffbedarf als Ammoniak, Salpetersäure oder in Gestalt organischer Verbindungen aufnehmen, oder ob manche Pflanzen die letzteren nicht wenigstens nebenbei mitbenutzen, ist unbekannt.

Bei der allgemeinen Verbreitung, deren sich die betreffenden Werke Liebig's und Boussingault's, welche diesen Gegenstand behandeln, erfreuen, ist es unnöthig, die Literatur hier ausführlich aufzunehmen, noch weniger liegt es im Plane des gegenwärtigen Buches, irgend wie auf die mehr als zur Genüge behandelte Frage einzugehen, woher die Pflanzen die Ammoniak- und salpetersauren Salze beziehen, und ob sie genug davon auf diese oder jene Art erlangen, es ist dies ganz und gar Gegenstand der angewandten Physiologie; die rein theoretische Frage ist die: kann oder muss die Pflanze freien Stickstoff, oder Salpeter oder Ammoniak, oder endlich organische Stickstoffverbindungen zur Bildung ihrer stickstoffhaltigen Substanz aufnehmen? — In der Voraussetzung, dass diejenigen Leser, welche sich der Pflanzenphysiologie fachmässig widmen, ohnehin und selbstverständlich die Arbeiten Boussingault's besitzen, soll hier zum Verständniss für andere Leser nur eine Form der zahlreichen classischen Versuche desselben kurz dargestellt werden, um an einem Paradigma zu zeigen, in welcher Art und mit welcher Sorgfalt der experimentelle Nachweis dafür zu liefern ist, dass die betreffenden Pflanzen den atmosphärischen unverbundenen Stickstoff zur Vermehrung ihrer stickstoffhaltigen Substanz n i c h t benutzen[3]).

In dem Glaskäfig *A* (Fig. 15) von 124 Litres Inhalt, stehen die Blumentöpfe von 4 Decilitres Inhalt in Untersätzen auf einem Marmorsocle. Die Blumentöpfe enthalten als Boden geglühten Bimstein, der mit Asche gemengt und mit reinem (destillirtem Wasser befeuchtet ist. In diesen stickstofflosen Boden werden die Samen gelegt. Bei *B* ist die Glasscheibe des Käfigs 20 Cm. über dem Untersatze durch eine mit Firniss überzogene Eisenbarre unterbrochen (auch der die Glasscheiben zusammenhaltende Rahmen von Eisen ist gefirnisst). In dieser Barre befinden sich die Löcher *c*, *d*, *e* mit Tüllen, welche Pfropfen aufnehmen, die mit Unschlitt imprägnirt sind. Durch *c* lässt man kohlensaures Gas, durch *d* atmosphärische Luft eintreten; durch *e* können die Pflanzen begossen werden, zugleich nimmt man durch diese Oeffnung abfallende Blätter weg. Die kleine Scheibe *F* ist mit Kitt so befestigt, dass sie leicht weggenommen und wieder eingesetzt werden kann, sie dient als

1) Th. de Saussure (Chem. Unters. üb. die Veget. von Voigt übers. 1805. p. 190) hat wenigstens das Verdienst zuerst den unverbundenen Stickstoff der Luft als Nährstoff zweifelhaft gemacht zu haben; seine positiven Angaben (s. voriges Citat), wonach der Stickstoff wesentlich in organischer Verbindung aufgenommen würde, sind von Liebig unddurch die neueren Vegetationsversuche widerlegt.

2) Dadurch wurde zugleich die frühere Ansicht Boussingault's und die Experimente Georges Ville's, wonach die Culturpflanzen selbst namhafte Quanta atmosphärischen Stickstoffs assimiliren sollten, widerlegt; Georges Ville: Recherches expérimentales sur la végétation. Paris, Victor Masson 1857.

3) Boussingault: Agronomie, Chimie agricole et Physiol. I. p. 69. Der nach Taf. I. Fig. 3. copirte Apparat ist der Deutlichkeit wegen in Nebendingen vereinfacht.



Thür bei dem Einsetzen und Wegnehmen der Pflanzen. Die Seite *G* ist ebenfalls durch eine gefirnisste Eisenbarre getheilt, in welcher ein Rohr *o* befestigt ist, das seinerseits mit einem

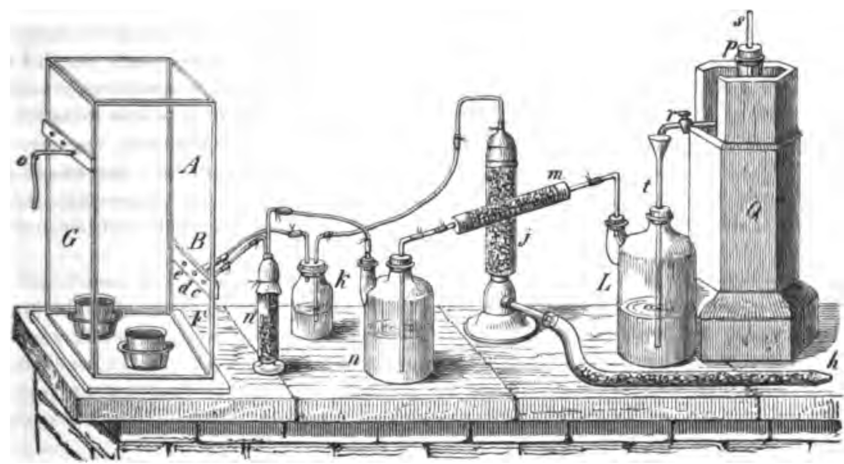


Fig. 15.

Aspirator von 500 Littres (in der Nähe einer Quelle) in Verbindung steht. Die atmosphärische Luft, welche bei der Thätigkeit des Aspirators durch die Oeffnung *d* in den Käfig tritt, wird bei *h* geschöpft; sie durchsetzt das Rohr *h*, welches mit groben Bimsteinstücken die mit Schwefelsäure getränkt sind, gefüllt ist, um das Ammoniak der Luft zu binden und atmosphärischen organischen Staub zu zerstören, sodann das Standglas *j*, welches mit schwefelsäurehaltigem Bimstein gefüllt ist, dessen Schwefelsäure unten ablaufen kann; von dort gelangt die atmosphärische Luft in die Waschflasche *k*, wo sie in destillirtes Wasser eintritt, um sich hier mit neuem Wasserdampf zu beladen, den sie in dem schwefelsäurehaltigen Bimstein verloren hatte (die Weglänge in letzterem ist 150 Cm.); ausserdem hat die Waschflasche *k* den Zweck, zu sehen, ob der Apparat luftdicht schliesst und ob nur solche Luft, die vorher durch *h* und *i* gegangen ist, in den Käfig eintritt. Um dies zu erfahren, hält man den Finger vor *h*, wobei der Blasendurchtritt in *k*, während der Aspirator fungirt, aufhören muss. — Die durch *c* eintretende Kohlensäure wird in der Flasche *L* erzeugt; sie geht zuerst durch die Röhre *m*, die mit Kreidestücken gefüllt ist, um die mit dem Gas fortgerissene Säure zurückzuhalten; sodann gelangt sie in der Flasche *n* in eine Auflösung von doppeltkohlensaurem Natron, wo das Gas gewaschen wird und der grösseren Sicherheit wegen tritt es noch durch das Gefäss *n'*, worin sich Bimstein befindet, der mit derselben Lösung getränkt wurde. Das dazu benutzte doppeltkohlensaure Natron wurde mit zum Rothglühen erhitztem Natroncarbonat bereitet, weil das käufliche Bicarbonat selten frei von Ammoniak ist, was hier durchaus zu vermeiden war. Aus demselben Grunde wurde auch die spanische Kreide erhitzt, welche zur Bereitung des Kittes für die Scheibe *F* diente, und dann wurde dieser Kitt noch mit Talg überstrichen. Die Anwendung des Glaserkitts wurde so viel als möglich vermieden, da dieser immer organische Substanz enthält, die bei der Zersetzung kohlensaures Ammoniak liefert. Das kohlensaure Gas wurde in der Flasche *L* erzeugt, entweder dadurch, dass man verdünnte Salzsäure auf Kalk oder Schwefelsäure auf Natronbicarbonat (in *L*) einwirken liess. Es kam darauf an, im Käfig *A* beständig 2—3 Volumprocente Kohlensäure zu haben; es musste daher dieses Gas beständig mit einer dem Eintritt der atmosphärischen Luft correspondirenden Geschwindigkeit entwickelt werden, was folgendermaassen erreicht wurde: es wurde vorläufig bestimmt, wie viel Kohlensäure durch 100 C. C. der angewandten Säure im concentrirten Zustande entbunden wurden, sodann wurde diese Säure mit Wasser auf 2 Litres verdünnt und damit die Flasche *p* auf dem Stativ *Q* gefüllt; der Ausfluss der Säure wurde durch ein Mariottesches Rohr *S* regulirt, dessen unteres Ende 1 Cm. über der Horizontalen des Hahns *r* sich be-

fand. Die Säure fiel tropfenweise in das Rohr *t*; der Hahn *r* wurde so gedreht, dass das Auslaufen der Säure eine bestimmte Anzahl Stunden dauerte. Durch den Stand des Säuregefässes in dem Sandsteinblock *Q* wurde nicht nur ein fester Stand, sondern auch Schutz vor der Sonnenwärme erzielt, die hier einen rascheren Ausfluss bewirkt haben würde. Die feste Stellung und Schutz gegen das Zerbrechen der übrigen Gläser wurde durch Umlagerung mit Ziegeln bewirkt. So fand im Laufe von 4 Monaten unter freiem Himmel kein Schaden statt. — Vor jedem Versuche wurdendie Töpfe und der Bimstein zum Rothglühen erhitzt, und unter einer Glocke in Gegenwart von Schwefelsäure abgekühlt, um die Absorption von Ammoniak aus der Luft zu vermeiden. Die als Nährsubstanz angewandte Asche wurde von Lupinen- und Bohnenpflanzen gewonnen, zuweilen mit ausgelaugter Mistasche gemengt; die Asche wurde nur in völlig kohlenfreiem und stickstofffreiem Zustand angewendet.

Aus der Analyse der Samen von gleichartiger Beschaffenheit wie die zum Versuch verwendeten, wurde der Procentgehalt an Stickstoff bestimmt und daraus der absolute Stickstoffgehalt der in den Apparat gebrachten Samen berechnet. Wenn während des Versuchs einer oder einige der in den Töpfen befindlichen Samen nicht keimte sondern faulte, so diente seine stickstoffhaltige Substanz den anderen als Nahrung, was eine besondere Berücksichtigung erfahren musste. — Von den 7 Versuchsreihen sei hier die dritte als besonders lehrreich hervorgehoben.

Eine Bohne (Phaseolus nanus) von 0,748 Gramm wurde am 14. März 1854 gesteckt, nachdem man den Bimstein mit 0,2 Gramm gemischter Asche und 1 Gramm ausgelaugter Asche gedüngt hatte. Am 12. Juni waren die Primordialblätter gross und fleischig, man zählte 6 normale (gedreite) Blätter, deren Färbung so tief wie bei Gartenpflanzen war; die Cotyledonen waren vergilbt (entleert). Den 22. Juni waren die Cotyledonen verwelkt; die ersten Blätter (feuilles séminales) beinahe vollständig entfärbt; ausser den 6 vorigen Blättern noch 6 junge. Am 1. Juli fing die Bohne an Blüthen zu bringen, sie hatte 9 entfaltete, 3 mittlere und 6 junge Blätter. Seit dem Abfalle der Cotyledonen und Primordialblätter sind die Blätter blass (pâles) geworden; die Pflanze trägt 8 Blüthen, wovon 2 geöffnet. Den 15. Juli waren 2 Hülsen von je 3 Cm. Länge entstanden; die Blätter waren seit der Blüthenbildung noch blasser geworden und mehrere sind abgefallen; es blieben 9 normale und 12 kleine Blätter. Am 24. Juli hatte sich eine Hülse bedeutend entwickelt; die andere nicht, sie begann sich abzulösen. Die Blätter fuhren fort zu verblassen und abzufallen in dem Maasse, als die Frucht wuchs. Seit dem 12. August erschienen keine neuen Blätter mehr, die Hülse war gelb geworden. Den 17. August war letztere reif. Die Pflanze wurde nach einer Vegetation von 3 Monaten herausgenommen, der noch grüne Stengel hatte 28 Cm. Höhe und an der Basis 6 Mill. Dicke. Die Hülse war 6 Cm. lang und 7 Mill. breit; sie enthielt 2 wohlgebildete, weisse Samen, diese waren aber sehr klein und wogen nur 0,06 Gramm also kaum $^1/_{12}$ des Muttersamens. — Während dieses Versuchs waren 54000 Litres Luft durch den Apparat gegangen. — Die getrocknete Pflanze wog 2,847 Gramm, also 3,8 mal so viel als der Muttersamen. Die Bilanz des Stickstoffs stellte sich folgendermaassen:

Stickstoff		
in der geernteten Pflanze .	= 0,0330	Gramm
im Boden	= 0,0011	»
in der ganzen Ernte . . .	= 0,0341	»
im Muttersamen	= 0,0335	»
Gewinn während der Cultur	= 0,0006	»

Unter Berücksichtigung der weiteren Umstände, die hier in Betracht kommen, führen diese Zahlen zu dem Resultate: »es war keine wahrnehmbare Quantität Stickstoff während der Vegetation fixirt worden«, obgleich die Pflanze ihren ganzen Formencyclus durchlaufen und ihr Trockengewicht beinahe vervierfacht hatte, die Gewichtszunahme kann also nur die stickstofffreie Substanz getroffen haben, die Stoffbildung war eine einseitige. Eine lange Reihe



anderer Versuche, wobei die Pflanzen in einer nicht erneuerten Luft oder aber unter Zutritt der Atmosphäre vegetirten, führten zu demselben Hauptergebniss, dass die Pflanzen den unverbundenen atmosphärischen Stickstoff nicht assimiliren. Zu demselben Resultate führen die Versuche von Lawes, Gilbert und Pugh[1]), welche nach denselben Principien, mit derselben extremen Vorsicht und mit verschiedenen Variationen der die Vegetation beeinflussenden Umstände ausgeführt wurden:

Boussingault (a. a. O. p. 340) zeigte auch, dass die Gährungspilze während ihrer Vegetation keinen atmosphärischen Stickstoff aufnehmen, dass vielmehr ein kleiner Theil dessen der gährungsfähigen Flüssigkeit verloren geht (nicht als Ammoniak). Er entfernte aus Milch den Käsestoff und liess das filtrirte Serum offen stehen, es traten Gährungspilze darauf ein, welche eine lebhafte Vegetation von Penicillium glaucum entwickelten. Die saure Nahrungsflüssigkeit enthielt alles, was die Pilze bedurften: Albumin als stickstoffhaltige Substanz, Phosphate, Kali, Natron, Kalk, Magnesia, Eisen und Wasser. Aus einem Quantum des Serums wurde der procentische Stickstoffgehalt desselben bestimmt und der absolute Gehalt für die Versuchsflüssigkeit berechnet; dieser endlich mit dem ganzen Stickstoffgehalte der Flüssigkeit sammt dem der entwickelten Pilze verglichen.

Dass salpetersaure Salze als alleinige Stickstoffquelle zur Production eines bestimmten Quantums stickstoffhaltiger Pflanzensubstanz genügen, wurde ebenfalls von Boussingault durch sorgfältige Vegetationsversuche nachgewiesen[2]), auch die Arbeiten des Fürsten Salm-Horstmar führten schon zu diesem Schlusse[3]). Versuche in dieser Richtung sind nur dann beweisend, wenn jede andere Stickstoffquelle der Pflanze versagt ist und wenn die Verhältnisse so gewählt sind, dass eine Ueberführung der salpetersauren Verbindung in Ammoniaksalze unmöglich ist. Auch hier soll an einem Beispiele gezeigt werden, wie Boussingault dieses Problem löste[4]).

Controlversuch mit Lupine.

Am 10. Mai 1855. Boden zusammengesetzt aus:

kleinen Rollkieseln	= 424,0	Gramm
grobem Ziegelpulver	= 709,5	»
Quarzsand . . .	= 391,0	»
	1524,5	»

dieser Boden gedüngt mit

ausgelaugter Asche	= 1,3	Gramm
alkalischer Asche	= 0,2	»

Ein 0,302 Gramm wiegender Lupinensame wurde in diese Mischung gelegt; die Entwickelung fand in freier Luft doch geschützt gegen Regen statt; begossen wurde mit kohlensaurem Wasser. Am 2. August waren die Cotyledonen verschrumpft, einige untere Blätter entfärbten sich. Die Pflanze war ziemlich kräftig, 12 Cm. hoch und trug 14 Blätter.

Trockengewicht derselben = 1,415 Gramm, also ungefähr 5 mal so viel als der Muttersame.

Stickstoff in der Pflanze . . .	= 0,0166	Gramm
» im Boden	= 0,0040	»
	0,0206	»
» im Muttersamen . .	= 0,0170	»
Gewinn in 3 Monaten der Veget.	= 0,0036	»

---

1) On the sources of nitrogen of vegetation with special reference to the question whether plants assimilate free or uncombined nitrogen in Philosoph. Transactions of the royal society of London 1861. Vol. 151. Part. II.

2) Dass die Nitrate von Pflanzen aufgenommen werden, dass manche vorzugsweise an salpeterhaltigen Orten wachsen, war vorher bekannt, ist aber noch kein Beweis für die hier gestellte Frage.

3) Versuche und Resultate über die Nahrung der Pfl. Braunschweig 1856. p. 26 ff.

4) Boussingault a. a. O. p. 163—181. Die zahlreichen Vorsichtsmaassregeln zur richtigen chemischen Bestimmung der im Boden und in der Pflanze enthaltenen Stoffe lasse ich hier weg.



Durch diesen und einen gleichzeitigen Versuch mit Kresse wurde festgestellt, dass unter den genannten Bedingungen eine nur schwache Stickstoffassimilation eintritt, welche vorzugsweise von der grossen Masse des sterilen (aber nicht absolut steril zu erhaltenden) Bodens herrührt; für die beiden vergleichenden Versuche mit Helianthus annuus wurde daher ein geringeres Bodenquantum verwendet.

Versuche mit Helianthus annuus.

Angefangen am 10. Mai 1855.

Nr. I. zwei Sonnenrosensamen, 0,062 Gramm schwer wurden in geglühten Sand gelegt, der sich in einem Topf von gebrannter Erde befand (Sand 167,9 Gramm, Topf = 74,90 Gramm) und gedüngt wurde mit:

alkalischer Asche . . . = 0,1 Gramm
ausgelaugter Asche . . = 1,0 »
salpetersaurem Kali = 0,05 »

Der Boden wurde anfangs mit reinem, später mit kohlensauren Wasser begossen. Die Pflanzen entwickelten sich im Freien unter einem Glasdache. — Am 6. Juni machten die Pflanzen bereits solche Fortschritte, dass es gerathen schien, dem Boden noch 0,06 Gramm salpetersauren Kalis in Wasser gelöst, zuzusetzen; am 21., 28. Juni, am 19., 21. Juli wurde noch jedesmal 0,2 Gramm Nitrat zugesetzt; dasselbe geschah am 31. Juli. Am 19. August war die grössere Pflanze 72 Cm. hoch, am Gipfel eine Blüthenknospe, deren Blüthen schon gelb sind. Die kleinere Pflanze war 50 Cm. hoch, mit 7 vertrockneten Blättern (bis 8 Cm. lang und 4 breit) und 7 frischen, so wie 3 kleinen unter der Blüthenknospe. Am 22. August wurde die Vegetation eines Zufalls wegen (der Gipfel der einen Pflanze war abgebrochen) beendigt. Die Pflanzen wogen getrocknet = 6,685 Gramm, d. h. 108 mal soviel als der Muttersame. Der Boden hatte im Laufe des Versuchs 1,11 Gramm Salpeter erhalten.

Nr. II. Am 10. Mai 1855 wurden 2 Sonnenrosensamen von 0,068 Gramm in den geglühten Sand gelegt, welcher enthielt:

alkalische Asche = 0,1 Gramm
ausgelaugte Asche = 1,0 »
aber keinen Salpeter.

Begossen wurde mit ammoniakfreiem, kohlensaurem Wasser; der Topf stand neben dem vorigen. Am 6. Juni sind die Stämme 4 und 6 Cm. hoch, mit je 2 normalen Blättern (es sind wohl die Laubblätter im Gegensatze zu den Cotyledonen gemeint), von 2,5 Länge und 1,2 Cm. breite. Die Cotyledonen (feuilles primordiales) sind bleichgrün; am 15. Juni waren sie ganz entfärbt. Bis zum 21. Juni kaum ein Fortschritt; am 4. Juli eine der Pflanzen todt, sie wurde getrocknet; sie hatte nur 2 Blätter (feuilles normales). Am 21. Juli hatte die noch lebende 13 Cm. Höhe, zwei sehr fahle Blätter von 1 Cm. Länge und 7 Mill. Breite (zur selben Zeit hatte eine Pflanze von Nr. I. 52 Cm. Höhe und 11 Blätter); am 31. Juli erschienen noch 2 kleine fahle Blätter. Am 22. August traten noch 3 Blätter auf; der Stamm ist 20 Cm. hoch, sehr dünn; das grösste Blatt nicht länger als 2 Cm. und nicht breiter als 7 Mill.

die am 4. Juli gestorbene Pflanze wog trocken = 0,110 Gramm
die andere . . . . = 0,215 »
beide = 0,325 »

Die Pflanzen hatten also $4\frac{1}{2}$ mal das Gewicht des Muttersamens.

Bilanz für den Stickstoff in Versuch Nr. I.

In 1,110 Gramm salpetersaurem Kali . . . . = 0,1536 Gramm
In 0,062 Samenkörnern . . . . = 0,0019 »
also disponibler Stickstoff . . . = 0,1555 »
In 6,685 Gramm Trockensubstanz der Pflanzen = 0,1126 »
In 242,8 Gramm Boden und Topfmasse . . . = 0,0452 »
also an Stickstoff wiederbekommen . = 0,1578 »
Gewinn während des Versuchs . . = 0,0023 »

Wenn die Pflanze aus dem Nitrat allen Stickstoff genommen hat, den sie zur Bildung ihres



Albumins und Caseins brauchte, so hat sie 0,8026 verbraucht. Für jedes Aequivalent assimilirten Stickstoffs schien die Pflanze ein Aequivalent Kali aufgenommen zu haben (?); im Boden fand man nahezu die ganze Quantität des Nitrats wieder, welches die Pflanze nicht absorbirt hatte. — Die Wirkung des salpetersauren Kalis war vom Anfang der Vegetation deutlich.

Die Bilanz für den Stickstoff bei Versuch Nr. II. ergab

	Stickstoff:	
In den trockenen Pflanzen . .	= 0,0022	Gramm
Im Boden	= 0,0035	»
	0,0057	»
In den Muttersamen	= 0,0021	»
Gewinn . . .	= 0,0036	»

Aus diesen Versuchen und anderen mit salpetersaurem Natron an Kresse angestellten schliesst nun Boussingault (a. a. O. p. 191), dass die Nitrate auf die Vegetation mit ebenso grosser oder noch grösserer Energie einwirken, als die Ammoniaksalze[1]).

Weitere Bestätigungen haben, die Vegetationsversuche mit Landpflanzen in wässerigen Lösungen geliefert, wenn sie auch nicht mit der Sicherheit, wie die von Boussingault über die Stickstoffquellen der Pflanze (mögliche Verunreinigungen durch Ammoniak und organischen Staub) Auskunft geben. Bei den zahlreichen von mir selbst gemachten Vegetationsversuchen, war es immer deutlich zu sehen, wie bei sonst gleichen Verhältnissen, die Vegetation sich steigerte, das Trockengewicht zunahm, wenn ausser den Aschenbestandtheilen auch ein salpetersaures Salz den Nährstofflösungen zugesetzt wurde. Der schon oben erwähnten von mir 1861 erzogenen Pflanze von Phaseolus nanus mit 6 keimfähigen Samen und 18.4681 Gramm Trockengewicht, war der Stickstoff in Form von Kalisalpeter verabreicht worden, ebenso einer Maispflanze, welche 42 reife Körner und ein Trockengewicht von 29,875 Gramm lieferte (dabei eine Zunahme von 1 auf 164 zeigte[2]); in beiden, wie in anderen derartigen Fällen war allerdings das atmosphärische Ammoniak nicht ausgeschlossen, wie wenig dieses aber genügt, zeigt die Thatsache, dass es ohne stickstoffhaltige Zusätze zur Nährstofflösung niemals gelingt, auch nur entfernt, ähnliche Massenzunahmen zu erzielen. Auch Knop erzog seine 50,288 Gramm Trockengewicht liefernde Pflanze unter alleinigem Zusatz salpetersauren Kalis und Kalks (nebst den übrigen Aschenbestandtheilen). Ebenso hat Nobbe seine Buchweizenpflanzen bis zu mehr als 200fältiger Vermehrung des Samengewichts ohne Zusatz von Ammoniaksalzen erzogen (Landw. Vers. Stat. 1862. Heft XII. p. 339). Stohmann[3]) erzog 4 Maispflanzen in wässerigen Lösungen, welche kein Ammoniak, aber salpetersaure Salze enthielten, bis zu 132,5 Gramm Trockengewicht (4 Pflanzen zusammen).

Ammoniak sowohl als Salpeter kommen, und zumal letzterer oft in grosser Quantität, im Safte lebender Pflanzen vor. Ammoniaksalze fand Liebig im Safte der Birke, des Ahorns (a. a. O. I. p. 66). Schon P. De Candolle stellt eine Reihe von Pflanzen zusammen, deren Saft salpetersaures Kali enthält[4]), nach Boussingault findet es sich im Tabak, Helianthus, Saft der Rebe, Nussbaum, Buche, Weissbuche, Banane, dem Milchsaft der Hura crepitans; selbstredend wird die Salpetersäure im Gewebe der Pflanze nur dann nachweisbar sein, wenn sie von den Wurzeln rascher aufgenommen als von den Zellen verarbeitet wird, daher findet sie sich vorzugsweise in Pflanzen, die auf salpeterreichem Boden wachsen. Es ist auffallend, welch grosse Massen von salpetersaurem Kali Pflanzen aufnehmen können, ohne dass sie durch die Gegenwart eines unverdauten Ueberschusses zu Grunde gehen. Dies zeigt sich schon bei Vegetationsversuchen und Boussingault giebt an (a. a. O. p. 158), dass der

1) Georges Ville a. a. O. p. 50: A égalité d'azote, le nitre agit plus que les sels ammoniacaux.
2) Vergl. p. 125.
3) Agronomische Zeitung 1864. p. 323.
4) Physiol. übers. von Röper. I. p. 383.



Tabak auf salpeterhaltigem Boden bei Mazulipatam sich derart mit Salpeter beladet, dass die Blätter ganz weiss davon werden, bei Helianthus fand er auf salpeterreichem Boden das Mark so reich daran, dass es auf glühende Kohlen gebracht, lebhaft detonirte, während die Pflanze sonst kaum wahrnehmbare Mengen enthält.

Wenn auch das kohlensaure Ammoniak, indem es zur Bildung anderer Ammoniaksalze und zur Erzeugung des Salpeters Anlass giebt, als Stickstoffquelle der Pflanzen bezeichnet werden muss, so ist es doch fraglich, ob ein nennenswerther Theil der stickstoffhaltigen Pflanzensubstanz sich durch directe Aufnahme von kohlensaurem Ammoniak bilden kann; Wurzeln und andere Pflanzentheile sind gegen das gelöste oder flüchtige Salz in hohem Grade empfindlich, sie werden von so kleinen Mengen desselben getödtet, dass man selbst unter Voraussetzung sehr langer Vegetationszeiten kaum glauben kann, dass eine Pflanze allen ihren Stickstoff zur Bildung des Protoplasmas u. s. w. in Form von kohlensaurem Ammoniak aufnehmen könne.

Dass die Pflanzen im gewöhnlichen Vegetationsboden und im natürlichen Wasser Ammoniaksalze und Salpeter vorfinden, ist hinreichend durch die Arbeiten Boussingault's, Liebig's, Bineau's, Barral's u. A. dargethan, es dürfte daher wahrscheinlich sein, dass unter natürlichen Verhältnissen beiderlei Stickstoffverbindungen von derselben Pflanze gleichzeitig oder zu verschiedenen Zeiten benutzt werden. Dass gerade das Ammoniak und die daraus darstellbaren salpetersauren Verbindungen für den Assimilationsprocess der Pflanze die geeignetsten Stickstoffverbindungen sind, wurde schon von Liebig aus theoretisch chemischen Gründen dargethan. Eine klare Darlegung in diesem Sinne verdankt man Rochleder[1], der sich folgendermassen darüber ausspricht: »Es lassen sich aus dem Ammoniak mit der grössten Leichtigkeit Verbindungen des Stickstoffs mit anderen Elementen darstellen, wenn diese auf das Ammoniak einwirken. Es ist also für die Pflanzen unendlich leichter, aus Ammoniak als aus Stickstoff im freien Zustande stickstoffhaltige Bestandtheile zu erzeugen. Ausserdem spricht ein zweiter Umstand für die Entstehung der stickstoffhaltigen Materien des Pflanzenreichs aus Ammoniak. Betrachten wir die stickstoffhaltigen Bestandtheile der Pflanzen, sie mögen starke Basen wie das Morphin, oder schwache Basen wie Piperin und Caffein sein, oder indifferente Körper wie das Senföl, oder schwache Säuren wie das Asparagin. Alle, bei welchen eine genauere Untersuchung eine mehr oder minder genaue Kenntniss der Constitution dieses Körpers herbeigeführt hat, lassen keinen Zweifel darüber zu, dass sie als Abkömmlinge des Ammoniaks angesehen werden müssen. Ein Theil dieser Verbindungen, wohin das Asparagin gehört, ist seiner Entstehung nach nichts als ein Product hervorgegangen, aus einer Verbindung einer Säure mit Ammoniak unter Verlust von Wasserstoff und Sauerstoff in der Form von Wasser. So finden wir das Asparagin in der That stets nur da, wo sich auch Aepfelsäure findet, die eben aus dem Asparagin künstlich dargestellt werden kann (Piria). Ein grosser Theil der organischen Basen lässt seinen Gehalt an Stickstoff ganz oder theilweise sehr leicht durch die geeigneten Mittel abscheiden in der Form von Methylamin und dergleichen flüchtigen Basen (Rochleder, Wurtz, Anderson, Wertheim). Diese flüchtigen Basen sind aber Ammoniak, in dem eine bestimmte Menge von Wasserstoff durch äquivalente Mengen von organischen Radicalen ersetzt sind (A. W. Hoffmann, Wurtz); wir können die meisten dieser Basen durch Substitution dieses Wasserstoffs durch die entsprechenden Radicale künstlich aus dem Ammoniak erzeugen (A. W. Hoffmann). Das Senföl enthält wie das Sinapin den Stickstoff in Form einer Cyanverbindung. Das Cyan ist aber ein Abkömmling des kohlensauren Ammoniaks, aus dem es durch Wasserentziehung entstanden gedacht werden muss, so wie es unter geeigneten Verhältnissen wieder zu Kohlensäure und Ammoniak zurückverwandelt werden kann, wobei es die Elemente des Wassers in sich aufnimmt. Dass alle stickstoffhaltigen Bestandtheile des Pflanzenreichs Abkömmlinge des Ammoniaks sind, spricht deutlich für die Art und Weise ihrer Entstehung. Wie die besonderen so sind die allgemein vorkommenden stickstoff-

1) Chem. u. Phys. d. Pflanzen. p. 115—116.

haltigen Bestandtheile der Pflanzen leicht als Abkömmlinge des Ammoniak zu erkennen. Die eiweissartigen Körper entwickeln nicht nur durch Fäulniss und die trockene Destillation Ammoniak, sie geben bei der Einwirkung oxydirender Substanzen Valeronitril, einen Abkömmling des valeriansauren Ammoniak, Blausäure, eine Cyanverbindung und ein Derivat des ameisensauren Ammoniaks; sie liefern unter bestimmten Verhältnissen Leucin, das durch Entschwefeln des Thialdin gebildet werden kann, welches letztere aus Aldehyd, Schwefelwasserstoff und Ammoniak sich darstellen lässt.«

§ 41. Der Schwefel ist ein Bestandtheil der Eiweissstoffe und somit ein unentbehrliches Element zur Bildung des Protoplasmas, er ist ferner ein Bestandtheil mancher besonderen Pflanzenstoffe, wie des Knoblauchöls, Asafötidaöls, des Senföls. »Die einzige denkbare Quelle des Schwefels für die Bildung dieser Stoffe ist die Schwefelsäure in den schwefelsauren Salzen des Bodens.« — »Es kann nicht befremden, dass die Schwefelsäure dabei zersetzt wird, da ihre Elemente nicht fester als die des Wassers, viel weniger fest dagegen als die der Kohlensäure aneinander gebunden sind, die ja dennoch in den Pflanzen zersetzt werden, obwohl sie stabilere oder ebenso stabile Verbindungen des Sauerstoffs sind.« (Rochleder, a. a. O. p. 120.)

Schwefelwasserstoff ist in kleinen Mengen ein heftiges Gift für Pflanzen und findet sich in der Atmosphäre nicht oder nicht in der Quantität um in Betracht zu kommen. An die Schwefelmetalle ist aus verschiedenen Gründen nicht weiter zu denken; so bleiben nur die schwefelsauren Salze, die sich allerorten im Boden und Wasser vorfinden. Die Vegetationsversuche in sterilem künstlich mit Nährstoffen versehenen Boden oder in wässerigen Nährstofflösungen, haben überall nur schwefelsaure Salze als Schwefelquelle den Pflanzen dargeboten und die oft sehr bedeutenden Quanta von organischer Substanz, die auf solche Art erzeugt wurden, beweisen, dass die Schwefelsäure als Schwefelquelle für die Bildung der protoplasmatischen Stoffe vollkommen genügt. Uebrigens nehmen die Pflanzen mehr schwefelsaure Salze auf, als zur Bildung der Eiweissstoffe unmittelbar nöthig ist; es ist unbekannt, ob und welchen Zweck dieser Ueberschuss unzersetzter Sulphate in der Pflanze hat, der bei manchen eine nicht unbeträchtliche Höhe erreicht; so enthalten viele Seegewächse und Tamarix gallica grosse Mengen schwefelsauren Natrons, Tropaeolum majus viel schwefelsaures Kali, viele Equisetaceen grosse Quantitäten von Gyps (Rochleder, a. a. O. p. 129).

c. Aschenbestandtheile.

§ 42. Dass Kali, Kalk, Magnesia und Phosphorsäure (Schwefelsäure) unentbehrliche Bestandtheile der Nahrung jeder Pflanze ohne Ausnahme, selbst jeder einzelnen Zelle sind, ist in neuerer Zeit von Niemandem in Frage gestellt worden; es ist unmöglich, irgend eine Pflanze, mit der man bisher Versuche angestellt hat, zu einer irgendwie bedeutenden Production von organischer Substanz, noch weniger zu gleichzeitiger Vollendung ihrer Metamorphose zu veranlassen, wenn einer dieser Stoffe fehlt. Es ist daher unnöthig specielle Beweise für ihre Unentbehrlichkeit beizubringen. Desto weniger kennt man dagegen ihre wahre Beziehung zur Assimilation und zum Stoffumsatz in der Pflanze. Dass die Phosphorsäure in irgend einer Beziehung zur Bildung der Eiweissstoffe stehen müsse, hat man aus ihrem beständigen Vorkommen in deren Gesellschaft und aus der Thatsache gefolgert, dass sie in manchen Samen ein bestimmtes constantes Gewichtsverhältniss gegenüber dem Stickstoffgehalt darbietet[1]; doch

1) Dr. W. Mayer, Ergebnisse der agricult. chem. Station des Generalcomités des bayrischen landw. Vereins in München. 1857. p. 37.

ist es unbekannt, in welcher Art die Phosphorsäure auf den chemischen Process bei der Erzeugung der albuminosen Substanzen einwirkt. Wenn es sich bestätigt, dass phosphorhaltige Fette in den Pflanzen, zumal den Samen verbreitet sind, so tritt alsdann die Beziehung der Phosphorsäure zur Assimilation schon deutlicher hervor. — Für das Kali hat Liebig eine ähnliche allgemeine Beziehung zu den Kohlehydraten angedeutet[1]: die an Stärke, Zucker u. s. w. reichen Pflanzentheile sind immer auch reich an Kalisalzen; physiologisch eben so wichtig ist die schon von Th. de Saussure gemachte Bemerkung, dass der Kalireichthum der Asche eines Pflanzentheils mit der Energie und Geschwindigkeit seines Wachsthums zusammenfällt[2].

Ganz abgesehen von der Beziehung zum Stoffumsatz können Kali, Kalk, Magnesia, verbunden mit mineralischen oder vegetabilischen Säuren, vielleicht auch unmittelbar als Bildungsmaterial für den molecularen Bau der organisirten Zellenbestandtheile benutzt werden; jede Zellhaut, so jung oder so alt sie sein mag, hinterlässt ein Aschenskelet, welches oft vorzugsweise aus kohlensaurem Kalk besteht, und diese Aschenbestandtheile sind so fest an den Zellstoff gebunden, dass es unmöglich ist, diesen ohne Zerstörung seiner Organisation davon zu befreien. Man kommt daher auf die Vermuthung, dass bei dem Vorgang des Wachsthums durch Intussusception, nicht nur die Molecüle des Zellstoffs und Wassers, oder des Protoplasmas und des Wassers sich nach ganz bestimmten räumlichen Verhältnissen zusammenlagern, sondern dass auch eine bestimmte Anzahl von Salzmolecülen, deren Basis Kali, Kalk, Magnesia ist, in bestimmten Lagerungsverhältnissen mit eintritt in den so complicirten molecularen Bau.

Seit den durch Saussure gegebenen Anregungen ist über die Beziehung der genannten Aschenbestandtheile zu den verschiedenen Aeusserungen des Pflanzenlebens sehr viel geschrieben worden, ohne dass es gelungen wäre, auch nur durchgreifende Regeln, geschweige denn ausnahmslose Gesetze oder den wirklichen Nachweis von Ursache und Wirkung in jedem einzelnen Falle aufzufinden; die bisher citirten Werke enthalten eine Fülle des Materials, welches hier zu reproduciren von keinem Nutzen wäre.

§ 43. Das **Eisen** ist bis jetzt das einzige Metall, von dem man wenigstens eine physiologische Beziehung mit Bestimmtheit experimentell nachweisen kann; es mag ungewiss sein, ob das Eisen in die chemische Formel des Chlorophyllfarbstoffs eintritt (Verdeil), gewiss ist es dagegen, dass Pflanzen, denen man Eisensalze vollständig vorenthält, aufhören Chlorophyll zu bilden, dass also das Eisen zum Ergrünen unentbehrlich ist. Und da bei Pflanzen, welche auf selbständige Assimilation angewiesen sind, die Sauerstoffabscheidung (ohne welche keine Bildung organischer Substanz aus Kohlensäure, Wasser u. s. w. denkbar ist) nicht ohne Gegenwart des Chlorophylls eintreten kann, so ist das Eisen als chlorophyllerzeugende Substanz für den Assimilationsprocess von höchster Wichtigkeit; in der That zeigen zahlreiche Beobachtungen, dass Pflanzen, welche aus Eisenmangel aufhören Chlorophyll zu bilden, in demselben Maasse an Vegetationskraft einbüssen, und wenn die Chlorose (weisse Färbung der Blätter durch Eisenmangel) hinreichend stark auftritt, so gehen sie vollkommen zu Grunde. Pflanzen, denen das Eisen vollständig vorenthalten wird, fahren eine Zeit lang

1) Die Chemie in ihrer Anw. u. s. w. 1865. II. p. 26 und anderwärts.
2) Recherches chim. übers. v. Voigt. p. 263.



fort zu wachsen, wie Pflanzen im Finstern, nämlich so lange, als sie in ihrem Gewebe noch assimilirte Reservestoffe vorfinden, sind diese erschöpft, so hört das Wachsthum auf; es zeigt dies, dass das Eisen für die blossen Gestaltungsvorgänge auf Kosten schon vorhandener Bildungsstoffe von untergeordneter Bedeutung ist; aber die Blätter, welche auf diese Art entstehen, entbehren mitten im vollsten Tageslicht der grünen Färbung, sie sind unfähig zu assimiliren; das Eisen ist daher für solche Pflanzen ein unentbehrliches Glied in der Reihe der chemischen Processe, durch welche die Pflanze ihre assimilirten Bildungsstoffe erzeugt, trotz der sehr geringen Menge, in welcher es der Pflanze genügt, ist es doch eine der Ursachen, welche die ganze Stoffbildung der Chlorophyllpflanzen beherrschen.

Die Beweise für das Gesagte sind vollständig und allseitig geliefert worden. 1) Chlorotische Pflanzen[1]) beginnen nach wenig Tagen zu ergrünen, wenn sie Eisensalze in verdünnter Lösung durch die Wurzel aufnehmen; 2) jede Stelle eines chlorotischen Blattes wird, wenn sie äusserlich mit einer verdünnten Eisenlösung bestrichen wurde und diese eingedrungen ist, in kurzer Zeit grün; 3) die mikroskopischen Untersuchungen von A. Gris haben gezeigt, dass im letzteren Falle das form- und farblose Protoplasma der chlorotischen Blätter ergrünt und sich in Chlorophyllkörner formt. 4) Es ist möglich, die Chlorose dadurch hervorzurufen, dass man Keimpflanzen in eisenfreien Lösungen vegetiren lässt, die Chlorose tritt alsdann nach vollendeter Aufzehrung der Reservestoffe ein, die ersten Blätter der Keimpflanze werden grün, weil sie Eisen im Samen vorfinden; erst wenn die Assimilation der grünen Blätter unter Einwirkung der eisenfreien Nährstoffgemenge begonnen hat, bilden sich hellgrüne, halb grüne, halb weisse, endlich ganz weisse Blätter. 5) Eine solche Pflanze kann einige Zeit fortleben, sie geht dann aus Mangel an Assimilationsorganen zu Grunde. 6) So lange die künstlich erzeugte Chlorose noch keine secundären Beschädigungen der Blätter herbeigeführt hat, ist es möglich, durch Aufnahme von Eisensalzen durch die Wurzel oder durch die Blattoberfläche selbst, sie zur Chlorophyllbildung (1, 2) zu veranlassen. 7) Mangan und Nickel sind nicht im Stande, das Eisen in seiner specifischen Wirkung zu ersetzen (Risse).

Das Verdienst, die Ursache der Chlorose der Pflanzen im Eisenmangel entdeckt zu haben, gebührt dem älteren Gris (Eusèbe Gris, Professor der Chemie in Châtillon-sur-Seine, Côte d'or, † 1849)[2]), er hat die unter 1 und 2 genannten Beweise zuerst geliefert. Sein Sohn Arthur Gris, hat die Versuche seines Vaters nicht nur wiederholt und bestätigt, sondern auch die mikroskopisch wahrnehmbaren Vorgänge beobachtet, welche nach der Befeuchtung chlorotischer Blätter mit Eisenlösungen (Chlorid, Nitrat, Vitriol) in den Zellen derselben eintreten[3]). Er befeuchtete ein einziges Mal die rechte Hälfte eines chlorotischen Blattes von Digitalis micrantha mit einer Lösung von schwefelsaurem Eisenoxydul, schon nach drei Tagen war diese Hälfte sichtlich grün. In den Zellen der chlorotischen Hälfte des Blattes fand sich ein Ueberzug von granulirter, gelblicher Gallerte (Protoplasma) oder eine wolkige, körnelige Masse. Die ergrünten Zellen der mit Eisenlösung bestrichenen Hälfte enthielten dagegen

1) Chlorotische Blätter sind auf den ersten Blick zu unterscheiden von etiolirten, durch Finsterniss an Chlorophyllbildung verhinderten.

2) De l'action des composés ferrugineux solubles sur la végétation. 1843 und Nouvelles expériences sur l'emploi des ferrugineux solubles appliqués à la végét. 1844.

3) A. Gris in Ann. des sc. nat. 1857. VII. p. 201.



Chlorophyll in verschiedenen Entwickelungszuständen, theils in Gestalt polygonaler an der Zellwand liegender Körner, theils gerundete Chlorophyllkörner. Ebenso ergrünten die Blättchen der rechten Seite eines Blattes von Glycine chinensis nach 72 Stunden, nachdem sie mit der Eisenlösung bestrichen worden waren. Die Zellen der noch chlorotischen Blättchen enthielten eine gelbliche, an der Wand ausgebreitete Gallert; in den ergrünten mit Eisen behandelten Zellen hatte diese schon eine lebhaft grüne Färbung angenommen. Aehnliche Resultate ergaben die Versuche mit Iris, Petunia, Quercus, Smilax, Hortensia (Abbildungen s. a. a. O. Tafel 10). A. Gris schliesst: »Die Chlorose ist durch ein Entwickelungshinderniss charakterisirt, welches sich der vollkommenen Ausbildung der Chlorophyllkörner entgegenstellt, und die Eisensalze wirken auf die vegetabilische Chlorose, indem sie dem Chlorophyll, dessen Entwickelung gehindert war, die Fähigkeit ertheilen, sich weiter zu entwickeln u. s. w.« — Der Fürst zu Salm-Horstmar[1]) zeigte zuerst durch Versuche, welche in dieser Beziehung vollkommen beweisend sind, dass man in eisenfreien Nährstoffgemengen den Eintritt der Chlorose bewirken (Hafer, Sommerraps), durch Zusatz von Eisensalzen das Ergrünen herbeiführen kann. — Pfaundler[2]) erzog Pflanzen in Nährstofflösungen und sah sie bleichsüchtig werden, wenn das Eisen unter den Nährstoffen fehlte, die später hervorkommenden Blätter wurden bleicher als die früheren. Ich zeigte durch meine 1860 mit Mais angestellten Vegetationsversuche in wässerigen Lösungen, dass die Chlorose erst dann eintritt, wenn die Pflanze alle Keimtheile (auf Kosten der Samenstoffe) entfaltet hat[3]), die ersten 3—4 Blätter werden grün, auch wenn die Nährstofflösung kein Eisen enthält, die folgenden sind dann nur noch am oberen Theil grün, die Basis weiss, endlich kommen vollkommen weisse Blätter. Meine 1861 gemachten Versuche zeigten die Wirkung des Eisenmangels noch entschiedener, auch bei Kohlpflanzen trat in eisenfreien Nährstofflösungen die Chlorose der späteren Blätter ein; bei Phaseolus erhielt ich dagegen niemals ganz farblose Blätter, doch wurden die späteren äusserst hellgrün und durchscheinend[4]). Zusatz von einigen Tropfen Eisenlösung (Chlorid, essigsaures, schwefelsaures Eisen) bewirkt schon nach 24—48 Stunden deutliches Ergrünen, in 3—4 Tagen wurden die chlorotischen Blätter völlig sattgrün. Eine so ergrünte Maispflanze habe ich dann noch einmal in eine eisenfreie Nährstofflösung gestellt, sie brachte hier neue und völlig weisse Blätter, die durch Eisenzusatz ebenfalls wieder grün wurden. Ein Versuch zeigte auch, dass Manganchlorür die Wirkung des Eisenchlorids nicht zu ersetzen vermochte.

Ein in dieser Richtung 1861 angestellter Versuch wurde gleichzeitig mit dem ausgeführt, welcher die schon erwähnte Maispflanze mit 42 reifen Körnern und 29,875 Gramm Trockengewicht ergab (Annalen der Landwirthschaft in den königl. preuss. Staaten: Wochenblatt 1862 Nr. 19). Keimpflanzen von Cinquantinomais hatten sich in feuchten Sägespähnen so weit entwickelt, dass die erste Wurzel 2—3 Cm. lang war; eine derselben wurde (gleich der am genannten Ort beschriebenen) in der durch Fig. 14 dargestellten Art befestigt und zunächst in destillirtem Wasser so lange stehen gelassen, bis die beiden ersten Blätter grün entfaltet waren. Sodann am 15. Juni, wurde sie in eine Nährstofflösung gestellt, welche auf 1000 CC. destill. Wassers enthielt:

1	Gramm	schwefelsaures Kali,
0,5	»	Chlornatrium,
1	»	Gyps,
0,5	»	schwefelsaure Magnesia,
1	»	phosphorsauren Kalk (dreibasisch).

Am 19. Juni hatte die Pflanze zahlreiche Wurzeln und 4 entfaltete hellgrüne Blätter, deren

1) Versuche und Resultate über die Nahrung der Pflanzen. 1856.
2) Ann. der Chemie u. Pharmacie. Bd. XII. p. 37.
3) Zeitschr. »Die Landwirthsch. Vers. Stat.« 1860. Heft VI. 259.
4) Flora 1862. p. 183.

letztes 14,5 Cm. lang und 2 Cm. breit war. An diesem Tage wurde die Pflanze in eine Lösung gestellt, welche auf 1000 CC. destill. Wassers enthielt:

1 Gramm salpetersaures Kali,
0,5 » Chlornatrium,
1 » Gyps,
0,5 » schwefelsaure Magnesia,
1 » phosphorsauren Kafk.

Am 2. Juli waren zahlreiche gesunde Wurzeln vorhanden, die Pflanze hatte 6 Blätter; die ersten 3 grün, das 4. mit weisser nachgewachsener Basis, das 5. mit grüner Spitze sonst weiss, das 6. ganz weiss; das 4. hatte sich auf 25 Cm. verlängert; das 5. war 2—9 Cm. lang, das 16. 15,5 Cm. lang. — An diesem Tage wurden 3 CC. einer Manganchlorürlösung zugesetzt, aber nach 3 Tagen (am 5. Juli) zeigte sich noch keine Spur des Ergrünens an den chlorotischen Blättern; darauf am 5. Juli 3 CC. (entsprechend 3 Centigramm) einer Eisenchloridlösung zugesetzt: schon am 6. Juli Nachmittags begann das 4., 5. und 6. Blatt an der Basis zu ergrünen; am 25. Juli waren noch 8 Blätter zugewachsen, welche gleich dem 4., 5. u. 6. Blatte grün und weiss gestreift waren, offenbar hatte der Eisenzusatz nicht genügt, da ein Theil des Eisens durch die Phosphorsäure gefällt wurde. Am 25. Juli wurden nochmals 3 CC. des Eisenchlorids zugesetzt, am 1. August waren alle Blätter völlig grün; die Pflanze begann nun rascher zu wachsen.

A. Gris führt in einer neueren Schrift[1]) an, dass Brongniard, Decaisne, Payen, Neumann, Pepin u. a. eine grosse Zahl von Versuchen im jardin des plantes ausgeführt haben, welche die Angaben seines Vaters bestätigen; die Pflanzen gehörten den Gattungen Hortensia, Calceolaria, Pelargonium, Cineraria, Spiraea, Erica, Oenothera u. a. an. Einige Exemplare von Azalea zeigten Chlorose, bei 20—25° im September wurden sie mit den Blättern und Zweigen in eine Lösung von schwefelsaurem Eisen (1 Gramm pro Litre) eingetaucht, nach vollständiger, gleichförmiger Befeuchtung herausgezogen; acht Tage später bemerkte man schon eine Besserung und es wurde der Erde noch eine stärkere Lösung (8 pro Mille) zugesetzt, wodurch die Chlorose vollkommen verschwand und an den Knospen sich neue grüne Blätter entwickelten.

Auch Stohmann wurde durch seine Versuche, die mit einem ganz anderen Geschick als die Knop's durchgeführt wurden, zu der Ansicht geführt, »das Eisen erfüllt entschieden bei der Vegetation ganz bestimmte Functionen (und dient nicht nur zu dem Zweck, die Phosphorsäure in die Pflanze überzuführen). Der Einfluss des Eisens macht sich sehr bald dadurch anschaulich, dass die vorher gelblich weissen Blätter von den Rippen ausgehend eine schöne grüne Farbe annehmen« (s. Agronomische Zeitg. v. Hamm. 1864. p. 325).

Endlich führe ich hier einige von Herrn Risse 1864 gemachte Versuche an, deren Verlauf und Behandlung ich täglich beobachten konnte, und die mit seltenem Geschick ausgeführt wurden. Sie zeigen, dass die Wirkung des Eisens durch Nickel nicht ersetzt werden kann. Das Folgende ist ein von Herrn Risse mir übergebenes Referat.

»Am 13. Mai wurden die Maiskörner, welche vorher 24 Stunden in destillirtem Wasser aufgeweicht worden waren, in sorgfältig ausgekochte und gewaschene Sägespähne gesetzt. Sie keimten bald und sehr schön; am 23. Mai wurden sie in die Nährflüssigkeit gebracht. Dieselbe enthielt in einem Liter

salpetersaures Kali	1,0	Gramm
salpetersauren Kalk	1,0	»
schwefelsauren Kalk	0,3	»
schwefelsaure Magnesia	0,3	»
Chlornatrium	0,4	»
Summa	3,0	pro Mille.

1) De l'application des sels de fer à la végét.; Extrait du bulletin de la societé impériale zoologique d'acclimatisation 1862 Juillet.



Die zur Darstellung der Lösungen benutzten Salze waren sämmtlich chemisch rein, und theilweise eigenst zu diesem Zwecke dargestellt. Jeder der Lösungen wurde eine geringe Menge von chemisch reinem, frisch gefälltem, phosphorsaurem Kalk zugefügt.

Die Pflanzen gediehen recht gut, hatten am 31. Mai im Durchschnitt 4—5 Blätter entwickelt und besassen eine Höhe von 10 Cm. und schöne weisse Wurzeln bis zu 30 Cm. Länge mit einer grossen Anzahl feiner Nebenwurzeln. Sämmtliche Pflanzen waren etwas chlorotisch, was sich namentlich an den zuletzt entwickelten Blättern deutlich zeigte, während die ersten 3 ihre normal hellgrüne Färbung besassen. — An diesem Tage wurde eine Anzahl der Pflanzen in eine Lösung gesetzt, welche ausser den oben angeführten Salzen noch 0,05 Gramm Eisenchlorid pro Litre enthielt, während die übrigen in der eisenfreien Lösung verblieben. Sehr bald zeigte sich ein bedeutender Unterschied. Bei den Pflanzen in den eisenhaltigen Lösungen trat ein kräftiges Wachsthum ein, die Chlorose wurde sistirt, und nach einigen Tagen waren sämmtliche Blätter kräftig grün, während in den eisenfreien Lösungen die Pflanzen sich nur langsam weiter entwickelten, und das 4. und 5. Blatt mehr und mehr gelblich weiss wurde.

Am 19. Juni war bei allen in den eisenfreien Lösungen vegetirenden Pflanzen das 6. Blatt entwickelt und zwar zeigt sich an ihm die Chlorose am schönsten. Von hier an scheint die Pflanze nicht mehr zuzunehmen, ihre Grösse beträgt höchstens $\frac{1}{3}$ der in den eisenhaltigen Lösungen gewachsenen Pflanzen. Die chlorotischen Blätter sind ausserordentlich zart und dünn, stellenweise durchsichtig, ein Beweis, dass die Zellräume nicht mehr gefüllt sind und die Protoplasmabildung aufgehört hat. Gegen den 23. Juni sind die meisten Blätter welk, die Wurzeln dagegen noch immer schön weiss und gesund. Am 25. Juni wurde eine Pflanze geerntet. Es betrug

die Trockensubstanz		0,5505 Gramm
Asche		0,0560 »
organische Substanz	=	0,4945 »
organische Substanz [1]) des Samens	=	0,3878 »
	mithin	0,1067 Gramm,

als Gesammtzunahme an trockener organischer Substanz während der Vegetation. — Während also in den eisenfreien Lösungen die Pflanzen sehr bald eingingen, und nur ein unbedeutendes Mehrgewicht als die Aussaat zeigten, entwickelten sie sich in den eisenhaltigen vollständig normal. Zu besonderen Zwecken wurde eine grössere Anzahl (der letzteren) bis zur Reife gezogen: ich führe hier nur eine einzige zum Vergleich mit der eben beschriebenen an. In der ganzen Vegetationsperiode wurde die Zusammensetzung der Lösung nicht geändert. Am 15. Juni war die Pflanze $1\frac{1}{2}$ Fuss hoch und wurde nun in einen Cylinder von 2 Litres Inhalt, mit frischer Lösung gefüllt, gesetzt, und von da ab das durch die Blätter verdunstete Wasser täglich durch destillirtes Wasser ersetzt. Diese Menge war sehr bedeutend; sie betrug in dem Zeitraume vom 20. Juni bis 6. Juli im Durchschnitt täglich 107 CC. An diesem Tage zeigte sich die männliche Rispe und mit ihrer Entfaltung nahm die Verdunstung stark zu, stieg auf durchschnittlich 200 CC. täglich, später sogar 300 CC. überschreitend.

Am 16. Juli stäubten die Antheren vollständig aus, die Narben des Kolbens waren noch nicht ausgetreten, und als dies geschah (24. Juli) wurden sie mit dem Pollen einer auf demselben Weg erzogenen anderen Maispflanze befruchtet. Am 20. Juli wurde die Lösung durch eine frische ersetzt, da sich an anderen Pflanzen gezeigt hatte, dass sämmtliche Salpetersäure verbraucht war und stellenweise Schwefeleisenbildung an den Wurzeln eintrat. Dieselbe Erneuerung der Lösung fand am 12. August statt. Am 15. September wurde die Pflanze geerntet, nachdem sie die letzten 10 Tage sich in destillirtem Wasser befunden hatte. Sie schien vollständig normal ausgebildet; am Kolben waren 63 reife Körner im Gewicht von

1) Durchschnittlich bei der angewandten Sorte.



16,384 Gramm. Nachstehende Zahlen geben die Gewichte der Trockensubstanz und Asche der einzelnen Theile an:

Namen des Pflanzentheils.	Trockensubstanz in Grammen.	Asche in Grammen.	Asche in % der Trockensubstanz.
Männliche Rispe . .	1,115	0,037	3,22
Blätter	13,750	0,824	5,99
Stengelglieder . . .	10,370	0,691	6,66
Kolben sammt Hüllen 1 Nebenkolben . .	9,534	0,447	4,69
Wurzel	4,995	0,104	2,10
63 Körner	14,259	0,290	2,03
ganze Pflanze . . .	54,023	2,393	4,35

Es wurden noch einige weitere Versuche mit den in eisenfreien Lösungen erzogenen chlorotischen Pflanzen angestellt, um den etwaigen Einfluss des Manganoxyduls und Nickeloxyduls zu ermitteln.

Am 10. Juni wurde zu einer der chlorotischen Pflanzen schwefelsaures Manganoxydul und am 12. Juni zu einer anderen schwefelsaures Nickeloxyd in derselben Menge als früher Eisenchlorid der eisenfreien Lösung zugesetzt. In keinem dieser Fälle fand eine Einwirkung statt, die so behandelten Pflanzen blieben chlorotisch und starben ebenfalls gegen den 25. Juni ab, an welchem Tage sie geerntet wurden. Es betrug 1) bei der in manganhaltiger, eisenfreier Lösung geernteten Pflanze

die Trockensubstanz	=	0,6330 Gramm
Asche	=	0,0730 »
organische Substanz	=	0,5600 »
organische Substanz des Samens	=	0,3878 »
Zunahme während d. Vegetation	=	0,1722 Gramm.

2) bei der in nickelhaltiger, eisenfreier Lösung erzogenen Pflanze:

Trockensubstanz	=	0,5335 Gramm
Asche	=	0,0530 »
organische Substanz	=	0,4805 »
organische Substanz des Samens	=	0,3878 »
Zunahme während d. Vegetation	=	0,0927 Gramm.

Beide Pflanzen unterschieden sich also nicht weiter von den in eisenfreier Lösung gewachsenen.

Um diese Versuche noch weiter zu beleuchten, wurden sowohl am 10. als am 12. Juni Pflanzen von möglichst gleicher Entwickelung in derselben Weise mit Eisenchlorid behandelt. In beiden Fällen trat sehr bald ein kräftiges Wachsthum ein, die Chlorose verschwand und die Pflanzen gediehen auch in diesem Falle ganz normal.

Es geht also aus diesen Versuchen mit Bestimmtheit hervor, dass das Eisen für die Maispflanze ein eigentlicher Nährstoff ist, dergestalt, dass sie ohne dasselbe zu keiner Entwickelung gelangt, und dass das Eisen weder durch Mangan, noch durch Nickel in dieser Eigenschaft substituirt werden kann. Da das Fehlen des Eisens sich stets durch das Eintreten der Chlorose geltend macht, so ist dasselbe also zur Chlorophyllbildung unumgänglich nothwendig.

Wie die oben beschriebenen Versuche dargethan haben, dass die Keimpflanzen keiner irgend bedeutenden Gewichtszunahme in eisenfreien Lösungen fähig sind, so zeigen die folgenden Versuche, dass auch bei vollständig normal erzogenen Maispflanzen ein Mangel an Eisen während der späteren Periode das Wachsthum retardirt. Es wurden am 15. Juni drei

bis dahin in eisenhaltigen Lösungen ganz normal erzogene, sehr kräftig entwickelte Pflanzen von mehr als $1\frac{1}{2}$ Fuss Höhe in eine eisenfreie Lösung der Nährstoffe gesetzt, nachdem zuvor die Wurzeln sehr sorgfältig mit destillirtem Wasser gereinigt worden waren. Schon nach Verlauf von 6 Tagen zeigten sich auf den jungen Blättern gelbweisse Längsstreifen, die am 23. Juni stark hervortraten; am 30. Juni hatten alle Blätter das panaschirte Aussehen und alle 3 Pflanzen waren hinter der vollständig ernährten sehr zurückgeblieben, wie auch die Menge des durch die Blätter verdunsteten Wassers bedeutend geringer war als bei diesen. Die männliche Rispe und der Kolben erschienen später und in langen Zwischenräumen, und die versuchte Befruchtung der Narben durch den Pollen einer anderen Maispflanze erwies sich als erfolglos. Sie wurden den 4. October geerntet; das Trockengewicht betrug bei der einen 19,24 Grm.; bei der anderen 17,19 Grm.; bei der dritten 14,94 Grm., also nur $\frac{1}{3}$ und noch weniger von den mit genügendem Eisenzusatz erzogenen Pflanzen.«

Wenn nun Knop [1]) behauptet, man überzeuge sich davon, »dass die Chlorose die Folge sehr vieler Ursachen ist, sie tritt ein, wenn irgend eine Störung in der Ernährung vorhanden ist, sie mag auch durch völligen Mangel des Eisens hervorgerufen werden können, aber es ist gewiss nicht richtig, wenn man dem Eisen bei der Erzeugung des Chlorophylls und somit der gesunden grünen Farbe der Pflanze eine besondere Rolle zugeschrieben hat«, so kann das nur auf einer unverzeihlichen Unkenntniss der Literatur oder auf einer Entstellung der Frage, um die es sich handelt, beruhen.

Entweder kannte Knop die Arbeiten von Gris [2]), und dann war es seine Pflicht sie zu widerlegen, bevor er jene Aeusserung thun durfte, oder er kannte sie nicht, dann sprach er über einen Gegenstand ab, ohne die Literatur zu kennen. Seine Bemerkung (p. 101 a. a. O.) »dagegen stellte sich heraus, dass Pflanzen, die nur in der ersten Periode, wo die Samen, nachdem sie 6—8 Zoll lange Wurzeln getrieben, phosphorsaures Eisen erhalten und im Ganzen vielleicht (!) die ersten 4 Wochen hindurch Eisen erhalten hatten, nachher ohne Eisenzusatz ebenso gut fortkamen wie andere, die auch später noch den Zusatz von phosphorsaurem Eisenoxyd erhielten«, wird nur unter der Annahme verständlich, dass seine Nährstofflösungen mit Eisen verunreinigt waren. Im 9. Heft der genannten Zeitschrift p. 323 heisst es noch einmal »dem Eisen hat man irrthümlich die Fähigkeit, die Pflanze ergrünen zu machen, zugeschrieben«; und der einzige Beweis, der dafür beigebracht wird, ist »Herr Wolf brachte in diesem Sommer eine ganze Reihe Maispflanzen zu schönen Entwickelungen, obschon er denselben kein Eisen gegeben hatte«, es ist aber nicht gesagt, wie weit sie sich entwickelt hatten, und die Vermuthung, dass die Lösungen unrein und eisenhaltig waren, nicht ausgeschlossen. Die Bemerkung Knop's a. a. O. p. 323: »Ich habe ferner gefunden, dass man die Chlorose bei Pflanzen sowohl durch Ammoniaksalze als freie Phosphorsäure aufheben kann u. s. w.« beruht auf einer mangelhaften Einsicht in die verschiedenen Ursachen der Chlorophyllbildung. Ich kenne sehr wohl das kränkliche Aussehen solcher Pflanzen, denen es an stickstoffhaltiger Nahrung und an Phosphorsäure fehlt; und dass derartige Kränklichkeit durch Zusatz jener Stoffe zu heben ist, aber das widerspricht der Bedeutung des Eisens nicht. Dass die Chlorophyllkörner (aus protoplasmatischer Substanz und dem grünen Farbstoff bestehend) zu ihrer Erzeugung der Mithilfe stickstoffhaltiger Nahrung und eines phosphorsauren Salzes bedürfen, kann nicht zweifelhaft sein, dass bei einem Mangel dieser Stoffe nicht nur die ganze Stoffbildung, zumal die der stickstoffhaltigen Stoffe verhindert wird, ist bekannt, dass dabei auch die Chlorophyllsubstanz nicht ernährt wird, ist eine nahe liegende Folgerung, und dass bei mangelhafter Chlorophyllbildung die Blätter hellgrün werden müssen ist gewiss; aber dieser Zustand ist eben keine Chlorose: wenn man jede mangelhafte Ausbildung des Chlorophylls als Chlorose bezeichnen wollte,

1) Zeitschrift »Die landwirthschaftlichen Versuchsstationen« 1863. Heft 13. p. 102.

2) Dass Gris' Angabe über das Ergrünen der chlorotischen Blätter nach äusserlichem Bestreichen derselben mit Eisenlösungen richtig ist, davon habe ich mich bei Gelegenheit der Risse'schen Versuche vollkommen überzeugt.



so müsste man endlich auch die etiolirten Pflanzen chlorotisch nennen. Zur Ausbildung des Chlorophylls sind verschiedene Dinge nöthig, 1) der Farbstoff; 2) die zur Ausbildung des Farbstoffs nöthige Temperatur; 3) das Eisen; 4) das Licht; 5) das Vorhandensein des Protoplasmas, aus dem sich die Körner bilden; zur Ausbildung dieses Protoplasmas sind aber, da es aus Kohlenstoff, Stickstoff, Wasserstoff, Sauerstoff, Schwefel besteht und da die Bildung protoplasmatischer Substanz eine Beziehung zur Phosphorsäure hat, auch diese sechs Stoffe nöthig. Wenn nun von allen diesen Bedingungen der Chlorophyllbildung eine fehlt, so wird die grüne Färbung der Blätter jedesmal beeinträchtigt werden müssen, und jedesmal wird man durch Hinzufügung der fehlenden Bedingung zur rechten Zeit diesen Uebelstand heben können. Hiermit erledigen sich vollkommen die nichtssagenden Einwände und Erklärungsversuche Knop's in: Landw. Versuchsstation. 1862. Heft 11. p. 135 ff.

§ 44. Das Natron ist in neuerer Zeit auf Grund von Vegetationsversuchen als entbehrlich für Mais und Buchweizen bezeichnet worden; dass es aber für diese Pflanzen entbehrlich sei, kann bezweifelt werden, ein bindender Beweis dafür mangelt noch. Es ist möglich, dass das Natron für manche Pflanzen in sehr geringer Mange genügt, in dieser aber unentbehrlich ist; bei der allgemeinen Verbreitung dieser Substanz auf der Erdoberfläche, worüber die Spectralanalyse hinreichend Auskunft giebt, kann aber während eines Vegetationsversuchs die Pflanze jene kleinen Quanta gewinnen, auch wenn kein Natronsalz dem Nährstoffgemenge zugesetzt wurde. Nur der Nachweis, dass man eine Pflanze zu vielfacher Multiplication ihres Samengewichts erzogen habe und dass sie dabei in ihrer Asche keine Spur von Natron enthielt, kann genügen, um das Natron als entbehrlich erscheinen zu lassen.

Es ist mir nicht ganz klar geworden, ob der zuletzt genannte Nachweis für die Buchweizenpflanzen Nobbe's, die ohne Zusatz von Natron erzogen wurden, geführt worden ist; jedenfalls beweist die Aussage: »Natron (fand sich nur) in der Asche des Saatguts«, dass es sich hier um sehr geringe Quantitäten handelt[1]). Dagegen ist Knop's Behauptung, die sich auf seine 50 Gramm schwere Maispflanze bezieht, »das Natron erwies sich bei jenen Versuchen gleichfalls als ein nicht nothwendiges Material zur Erzeugung der organischen Masse der Landpflanze«[2]) völlig unberechtigt, denn wenn er auch seinen Nährstofflösungen kein Natron besonders zusetzte, so ist damit noch nicht gesagt, dass die Pflanze keines aufgenommen habe, und Stohmann[3]), der anderer Ansicht ist, fordert mit Recht den Nachweis durch die Analyse der Pflanze, dass sie wirklich natronfrei gewesen sei, einen Nachweis, den Knop nicht erbracht hat. — Nach den Versuchen (des Fürsten Salm-Horstmar wäre Natron unentbehrlich für die Fruchtbildung des Weizens (a. a. O. p. 29).

§ 45. Ueber die Unentbehrlichkeit des Chlors als specifischen Nährstoffs der Buchweizenpflanze, verdankt man Nobbe und Siegert eine eingehende Untersuchung, welche zu dem Resultate führt, das Chlor scheine wesentlich für die Samenbildung dieser Pflanze[4]). Ob die Seestrandpflanzen, die sog. Salzpflanzen, an die Gegenwart grösserer Mengen von Natron oder von Chlor, oder an die beider gebunden sind, insofern sie Chlornatrium aufnehmen, ist bis jetzt unbekannt. Ob die Chlor- und Iodmetalle für die Meerespflanzen, in denen sie sich aus dem Meerwasser ansammeln, unentbehrliche Nährstoffe sind, oder

1) Landw. Versuchsstation. 1863. Heft 13. p. 133.
2) Ibid. Heft 9. p. 301.
3) Agronomische Zeitung von Hamm. 1864. p. 325.
4) Landw. Versuchsstation. 1862. Heft 12. p. 339. Vergl. ferner Salm-Horstmar, a. a. O.



ob sie in irgend einer anderen Beziehung zu den Lebensbedingungen derselben stehen, ist ebenfalls unbekannt.

§ 46. Die Kieselsäure, welche nicht nur in den Gräsern und Schachtelhalmen, sondern wie Wicke und H. v. Mohl gezeigt haben, in einer sehr grossen Zahl von Pflanzenfamilien einen überwiegenden Bestandtheil der Asche bildet, kann nicht als ein Nährstoff in demselben Sinne wie das Kali, die Phosphorsäure u. s. w. betrachtet werden. Die Art und Weise ihres Auftretens in den Pflanzen ist eine wesentlich andere; die durch Versuche dargethane Möglichkeit, den Kieselsäuregehalt einer sonst kieselreichen Pflanze auf ein Minimum herabzudrücken, ohne dass die Stoffbildung im Uebrigen merklich beeinträchtigt wird, die Neigung der Kieselsäure, sich in der Substanz der Zellhäute, in denjenigen Gewebeschichten, welche dem Stoffwechsel fern stehen, abzulagern, ihre geringe Menge in den jungen mit Zellbildung und raschem Wachsthum beschäftigten Organen, ihre grosse Zunahme in den älteren Theilen u. a. berechtigt zu dem Schlusse, dass sie bei dem chemischen Process der Assimilation, bei der Bildung organischer Substanz aus unorganischem Material nicht in der Weise betheiligt ist, wie die echten Nährstoffe, das Kali, die Magnesia, der Kalk, die Phosphorsäure, vielmehr scheint es, dass die Kieselsäure an und für sich oder als kieselsaures Salz von der Pflanze unmittelbar nach Art eines assimilirten Bildungsstoffes benutzt wird, dass sie, ohne sich weiter am chemischen Process in den Geweben zu betheiligen, in die Substanz der Zellhäute eingelagert wird in ganz ähnlicher Weise, wie die Zellstoffmolecule selbst eingelagert werden, dass sie also wie ein fertiger, bildungsfähiger, plastischer Stoff von der Pflanze benutzt wird, ohne dass man sagen könnte, die Pflanze sei absolut an diese Mitwirkung gebunden; sie scheint vielmehr nur als ein begünstigendes Moment sich an der Vollendung des molecularen Baues der Zellhäute zu betheiligen. Diese Anschauungsweise wird unterstützt durch die Betrachtung der molecularen Eigenschaften der Kieselsäure, die in so vielen Puncten mit denen der assimilirten Bildungsstoffe, der Stärke, des Zellstoffs, der Eiweissstoffe übereinstimmen. Man könnte also sagen, es sind nicht die chemischen Affinitäten der Kieselsäure, wodurch sie sich der Pflanze nützlich macht, sondern ihre molecularen Eigenschaften, ihre Beziehungen zur Löslichkeit, zu den Aggregatzuständen im Allgemeinen, zur Diffusion u. s. w.

Die Ansicht, dass der Kieselsäure eine wesentlich andere Beziehung zum Pflanzenleben zukommt, als dem Kali, der Phosphorsäure u. s. w., dass sie bei der Bildung der Eiweissstoffe, Pflanzensäuren u. s. w. nicht betheiligt sei, wurde schon von W. Wicke (Bot. Zeitg. 1861. Nr. 16) ausgesprochen, ohne dass ich seine Gründe dafür als zwingend betrachten könnte, vielmehr genügen die im Paragraph genannten vollkommen zur Rechtfertigung dieser Ansicht. Dass die Kieselsäure wesentlich den Zweck habe, die Festigkeit der Gewebe (bei Gräsern zumal) zu erhöhen, ist eine aus der Luft gegriffene Ansicht, welche früher aufgestellt, an Knop ihren letzten Vertheidiger gefunden hat (Landw. Versuchsstationen, Heft 6. p. 269). Dass das Lagern des Getreides auf einem Kieselsäuremangel des Bodens und somit der Pflanze beruhe, ist niemals durch einen auch nur scheinbaren Beweis erhärtet worden, die landwirthschaftliche Praxis hat dies niemals gerechtfertigt, und die Ansicht selbst ist nicht im Stande, die Vorkommnisse in dieser Richtung zu erklären; letzteres ist aber möglich, sobald man weiss, dass das Lagern des Getreides auf dem theilweisen Vergeilen, der Weichheit, dem Mangel an Elasticität, der zu grossen Streckung der unteren Halmglieder und ihrer geringen Verholzung beruht, welche Eigenschaften sämmtlich dann eintreten,

wenn die Pflanzen zu dicht beisammen stehen und sich gegenseitig zu stark beschatten; daher erklärt es sich, warum das sogenannte Schröpfen, die Drillcultur und weitläufige Saat dem Uebel entgegenwirken, daher erklärt es sich auch, warum einzeln stehende Getreidepflanzen, die der Cultur entsprungen sind, niemals lagern, ebenso erklärt es sich, warum das Lagern in feuchten Jahren, bei schwacher Beleuchtung und üppigerem Wucheren häufiger eintritt, warum eine zu starke Düngung des Bodens es begünstigt, denn diese bewirkt schon in früher Jugend ein üppigeres Wachsthum, wodurch sich die Pflanzen gegenseitig beschatten und an ihren unteren Theilen vergeilen, und dies um so mehr, je dichter sie stehen, Wenn das gelagerte Getreide sich aufrichtet, so sind es nicht die kieselsäurereichen harten Blattscheiden, welche die Aufwärtskrümmung bewirken, sondern die zarten, krautigen Knoten derselben, welche das Gewicht des überhängenden Halms wieder emporheben. Wenn in manchen Fällen die Oberhaut der Pflanzentheile durch Verkieselung hart wird, so folgt daraus nicht, dass die Kieselsäure zur Festigkeit nothwendig sei, denn die Pflanze besitzt andere Mittel um ihre Gewebe hart und elastisch zu machen.

Beides, dass die Kieselsäure zur Assimilation in keiner näheren Beziehung steht, und dass ihr Fehlen im Halme keine Weichheit, keine Unfähigkeit sich senkrecht zu halten herbeiführt, wurde durch die Thatsache bewiesen, dass es gelang, Maispflanzen mit einem so geringen Kieselsäuregehalt zu erziehen, dass es wahrscheinlich wird, man würde sie auch ohne alle Kieselsäure zu einer üppigen Vegetation veranlassen können. Die schon oben erwähnte, 1861 von mir in wässerigen Nährstofflösungen erzogene Maispflanze, von welcher ich zuerst im Februar 1862, Flora p. 58, Nachricht gab, erlangte ein Trockengewicht von 29,8 Gramm, ohne dass ich der Nährstofflösung irgend Kieselsäure besonders zugesetzt hätte. Trotzdem ergab die Analyse einen Kieselsäuregehalt von 30 Milligramm, den man theils der Auflösung des Glases, theils dem Staub, der sich auf der Pflanze sammelte, zuschreiben konnte. Nach den Analysen von im Freien erwachsenen Pflanzen hätte man in der Asche unserer Pflanze 18—23 Proc. Kieselsäure erwarten müssen, sie enthielt aber nur 0,7 Proc. Der ganze mehrere Fuss hohe Stamm enthielt $\frac{1}{2}$ Milligramm, 10 grosse Blätter zusammen nur 20 Milligramm, so dass auf ein Blatt von 68 Cm. Länge und 4,1 Cm. Breite nur 2—3 Milligrm. zu rechnen war. Die Haltung des Stammes und der Blätter war die gewöhnliche der im Zimmer cultivirten Maispflanzen, damit fällt die Annahme weg, als ob die Festigkeit der Organe von der Kieselsäure bewirkt würde; die Assimilation dieser Pflanze lieferte 29 Gramm Trockengewicht und 42 keimfähige Körner, damit fällt die Annahme weg, als ob die Kieselsäure zur Bildung der organischen Substanz unentbehrlich wäre. Der Kieselsäuregehalt dieser Pflanze betrug ungefähr den 30. Theil dessen, den eine gleichschwere Pflanze hätte haben können; der Kaligehalt, der Phosphorsäuregehalt einer Pflanze würde eine solche Herabdrückung nicht zulassen, die Pflanze würde dann, wenn diese Stoffe auf $\frac{1}{30}$ ihres procentischen Gehalts herabgesetzt werden sollten, eben nicht so weit wachsen um um dieses Verhältniss zu ergeben[1]). Die von Knop erzogene 50 Gramm Trockengewicht bildende Maispflanze war ebenfalls ohne Kieselsäurezusatz erzogen (s. Landw. Vers. Stat. 1862. Heft 11. p. 185. Sie enthielt in der Wurzel eine unwägbare Spur, in den 15 Blättern zusammen 22 Milligrm., im Stamm ebenfalls nur $\frac{1}{2}$ Milligrm. Kieselsäure[2]).

1) Vergl. Stohmann in Agronomische Zeitung von Hamm. 1864. p. 825.

2) Knop (Landw. Vers. Stat. Heft 6. p. 269) sagt: »die Kieselsäure aber, da sie in diesem Organ (Blattscheide) reichlich vorhanden ist, trägt unzweifelhaft zur Festigkeit der Textur der Blattscheiden bei und erfüllt somit unmittelbar den Zweck, dem jungen Halm Widerstandsfähigkeit gegen äussere Einflüsse zu geben«, und dann in derselben Zeitschrift Heft 9. p. 301: »Die Kieselsäure, die man als einen nothwendigen Bestandtheil für die Ausbildung der Organe der Gräser angesehen hat, zeigte sich als einen blossen Begleiter der dazu erforderlichen Stoffe, und obschon ich nicht läugnen will, dass die Ablagerung derselben in den Blattscheiden diesen letzteren eine grössere Festigkeit gebe, als dieselben ohne Kieselsäure bekommen können, so muss ich doch behaupten, dass sie nicht zu den Nährstoffen gehört.«



Was ich im Paragraphen über die Bedeutung der Kieselsäure als eines plastischen Stoffes sagte, den die Pflanze vermöge seiner molecularen Eigenschaften ähnlich wie die Stärke und den Zellstoff selbst zur molecularen Organisation der Zellhaut benutzt, stützt sich wesentlich auf die sog. Kieselsäureskelete der Zellhäute, welche man erhält, wenn man dieselben nach vorhergehender Reinigung mit Säuren (Mohl) bis zur völligen Verflüchtigung der gesammten organischen Substanz glüht, oder die letzteren (nach Pollender, Bot. Zeitg. 1862. Nr. 47) durch Maceration in Chromsäure zerstört. Während man früher das Vorkommen derartiger Kieselinfiltrationen in die Zellhaut auf die Gramineen und Schachtelhalme beschränkt glaubte, haben Wicke und v. Mohl sie bei einer so grossen Zahl von Pflanzen nachgewiesen, dass man ihr Vorkommen gegenwärtig als ein ganz gewöhnliches, allgemeines im Pflanzenreich bezeichnen darf. Eine ausgezeichnete Arbeit H. v. Mohl's setzt uns in den Stand, die ältere Literatur (die sich bei ihm ausführlich behandelt findet), einfach übergehen zu können; es genügt, die wesentlichsten von Mohl gewonnenen Resultate kurz zu referiren (»Ueber das Kieselskelett lebender Pflanzenzellen« von H. v. Mohl, in Bot. Zeitg. 1861. Nr. 30—32 und Nr. 49). Von den bekannten »Kieselpanzern« der Diatomeen ausgehend, findet man die Kieselskelete wohl über alle grösseren Gruppen der Cryptogamen (vielleicht mit Ausnahme der Pilze und Flechten) und Phanerogamen vertheilt, Mohl zählt sie in 42 Familien auf. Bei dieser weiten Verbreitung fällt der Umstand auf, dass in manchen Familien die Kieselskelete allgemein verbreitet sind, während in anderen Fällen nahe verwandte Pflanzen sich verschieden verhalten. Auch ist die Kieselsäure nicht immer, wie es scheint, in Form von Skeleten in die Zellhäute eingelagert, sondern auf irgend eine andere Weise vorhanden; so enthält die Asche der Fichtenblätter bis 19 Proc. davon ohne Skelete zu liefern. Zuweilen bieten die mit stark verkieselter Epidermis versehenen trockenen Blätter ein an das Metallische erinnerndes Aussehen (Petraea volubilis, Elvira biflora, Davilla, Hirtella), doch kann man in der Regel äusserlich nicht erkennen, ob ein Blatt Skelete liefert. Die Kieselskelete kommen vorzugsweise in der äusseren Wandung der Epidermiszellen vor, entweder allein auf der Oberseite, oder auch auf der Unterseite der Blätter (hier aber schwächer), die Verkieselung dringt bis in die Spaltöffnungen ein; bei glatter Epidermis ist die Verkieselung gleichförmig, dagegen verkieseln bei Scirpus palustris, mucronatus u. a. nur die Knötchen, welche an ihnen meist auf dem Stengel vorkommen. Manchmal sind nur die Haare der Blätter verkieselt (Ficus joannis, Urtica excelsa, auf den Früchten von Galium Aparine), oder diese verkieseln zuerst und von dort aus breitet sich die Verkieselung über die umliegenden Epidermiszellen nach und nach aus, ohne auf die Zellengrenzen selbst Rücksicht zu nehmen (Cerinthe aspera und minor, Echium vulgare, Helianthus tuberosus, Cucurbita Pepo), bei manchen verkieseln dann auch alle zwischenliegenden Flächenstücke der Epidermis (Humulus Lupulus, Ulmus campestris u. a.); zuweilen werden im Umkreis der Haare zackige Knötchen gebildet, wie auf der Oberseite des Blattes von Delima rugosa, oder nur die haartragenden Zellen selbst verkieseln stark. — Bei Blättern mit verkieselter Epidermis sind nicht selten auch die Mesophyllzellen verkieselt; die Gefässbündel verkieseln bei Ficus sycomorus, Ceratonia siliqua, Magnolia grandiflora, Quercus robur u. a. Die Parenchymzellen des ganzen Blattes sind nach v. Mohl mit Sicherheit verkieselt, bei Ficus sycomorus, Fagus sylvatica, Quercus suber, Deutzia scabra u. a. Vollständige Verkieselung aller Elementarorgane fand er im Blatt von Theobroma cacao, (über Verkieselung der Cystolithen s. d. Original). Das Periderm fand Mohl bei Boswellia papyrifera verkieselt, Wicke (Bot. Zeitg. 1862. p. 76—79) stellte Kieselskelete aus der äusseren Rindenschicht von Fagus sylv., Carpinus Betulus, Acer Pseudoplatanus dar, und bei Urticeen und Artocarpeen soll dies allgemein sein. Nach Wicke sollen die Bastfasern allgemein so verkieseln, dass man Skelete darstellen kann (Linum usitatiss., Hanf, Urtica dioica, Phormium tenax, Agave americana)[1]. Der Schwerpunct von Mohl's Untersuchungen betrifft die Art der Einlagerung der Kieselsäure in skeletliefernde Zellhäute. Er zeigte, dass jederzeit in den verkieselten Zellwänden eine

1) Ueber Verkieselung der Samenhaare, vergl. Flora 1863. p. 114.

Zellstoffgrundlage vorhanden ist, selbst bei den Diatomeen, die Kieselsäure erscheint als secundäre Einlagerung, auch liegt sie nicht als besondere Haut auf, sondern als Infiltrationsmasse in der Zellwand. Die Kieselsäuretheilchen, welche nach dem Glühen als Skelet der Zellwand zurückbleiben, sind in die Zellhaut wie ein integrirender Theil ihres molecularen Baues aufgenommen; die verkieselte Zellwand behält ihre Biegsamkeit, Dehnbarkeit, Quellungsfähigkeit; die geglühte Epidermis rollt sich nach innen concav zusammen, woraus hervorgeht, dass die Kieselmasse in den äusseren Wandschichten dichter ist. Die dickeren Kieselhäute wirken nach v. Mohl bei Einschaltung einer Gypsplatte auf polarisirtes Licht ebenso wie Zellhaut selbst. — Zuweilen tritt aber die Kieselsäure auch im Innern der Zellenräume selbst als feste Masse auf; entweder findet sie sich in Form eines Korns, welches einem Stärkekorn nicht unähnlich ist, oder sie erfüllt den Raum als feinkörnige Masse. Meist aber füllt die Kieselmasse, wenn sie im Innern der Epidermiszellen vorkommt, den Zellraum ganz aus (einzelne Zellgruppen bei Licania crassifolia, Hirtella racemosa u. s. w.); bei Zellen, deren Wand nicht verkieselt, hann der Zellraum sich so mit Kieselmasse füllen, dass diese einen Abguss selbst der Porencanäle u. s. w. liefert (Hirtella racemosa, Davilla brasiliana). So geht die Verkieselung schrittweise in die wirkliche Versteinung über; es kommen an noch lebenden Pflanzen stellenweise Erscheinungen vor, deren Beschreibung lebhaft an die Verkieselung fossiler Pflanzentheile erinnert. In der Cautorinde verkieseln ganze Gewebemassen und bilden zusammenhängende Concretionen (Crüger); Wicke fand in einem Stück Cautorinde (Hirtella silicea) im lufttrockenen Zustand 34 Proc. Asche, in dieser 96,17 Proc. Kieselsäure. In einem früheren Aufsatze (Flora 1862. p. 68 ff.) suchte ich die Analogie mit der Verkieselung fossiler Organismen weitläufiger darzulegen. Ueber das Kieselskelet der Diatomeen, und eine Vergleichung desselben mit künstlichen Kieselgebilden ist eine Arbeit von Max Schultze zu berücksichtigen (Verhandl. d. naturhist. Vereins der pr. Rheinlande und Westfalens XX. p. 1—42; ein Referat von mir darüber findet sich Flora 1863. p. 115).

§ 17. Ueber das Vorkommen des Zinkoxyds in lebenden Pflanzen und seine etwaigen Beziehungen zu den physiologischen Vorgängen in diesen, war bisher sehr wenig bekannt. Der Güte des Herrn Risse, der sich seit mehreren Jahren eingehend mit diesem Thema beschäftigt hat, verdanke ich die Mittheilung einer Reihe genauer Untersuchungen, die ich hier ihrem Wortlaute nach folgen lasse.

»Ausser dem von A. Braun mitgetheilten Vorkommen von Zinkoxyd in dem Galmeiveilchen, welches in demselben von Bellingrodt im Monheim'schen Laboratorium qualitativ nachgewiesen wurde, ist von Forchhammer (Pogg. Ann. XCV. 90) dieses Oxyd in dem Holze und der Rinde der Eiche, Buche, Birke und Föhre, jedoch nur in sehr geringen Spuren vorgefunden worden. Das Vorkommen des Zinkoxyds in der Pflanzensubstanz ist aber keineswegs ein so beschränktes, meine Versuche zeigen vielmehr, dass die meisten Pflanzen, welche auf zinkhaltigen Territorien gewachsen sind, auch Zinkoxyd in geringer oder grösserer Menge enthalten.«

»Die Untersuchung auf den Zinkgehalt erstreckte sich auf eine grössere Anzahl, sowohl wildwachsender als Culturpflanzen aus der Umgegend von Altenberg bei Aachen. Dort, wo die Zinkerze (sowohl kohlensaures als kieselsaures Zinkoxyd) zu Tage treten, ist der Boden im Allgemeinen sehr reich an diesen und steigert sich der Zinkgehalt an manchen Stellen bis auf 20 % und noch höher. In fast allen von mir (Risse) untersuchten dort wachsenden Pflanzen, den verschiedensten Familien angehörend, habe ich qualitativ einen Gehalt an Zink nachweisen können. Die quantitative Bestimmung habe ich bis jetzt nur an solchen ausgeführt, welche entweder, wie die Viola tricolor oder Thlaspi alpestre,

eine nur dem dortigen Vorkommen eigenthümliche Aenderung ihres Speciescharakters zeigen, oder aber, wie die Armeria vulgaris und Silene inflata mit besonderer Ueppigkeit gerade an den am meisten zinkhaltigen Orten, im eigentlichen Galmeiboden, gedeihen. Wie bedeutend die Menge des in diesen Pflanzen enthaltenen Zinkoxydes ist, zeigen nachstehende Zahlen.«

Im lufttrockenen Zustand enthielten:

I. Thlaspi alpestre (var. calamin.).

Wurzel	6,28	Proc.	Asche	und	0,167	Proc.	ZnO	entspricht	1,66	Proc.	der Asche
Stengel	11,75	»	»	»	0,385	»	»	»	3,28	»	»
Blätter	11,45	»	»	»	1,50	»	»	»	13,12	»	»
Blüthen	8,49	»	»	»	0,275	»	»	»	3,24	»	»

II. Viola tricolor (calamin.).

Wurzel	5,59	Proc.	Asche	und	0,085	Proc.	ZnO	entspricht	1,52	Proc.	der Asche
Stengel	10,55	»	»	»	0,065	»	»	»	0,62	»	»
Blätter	9,42	»	»	»	0,110	»	»	»	1,16	»	»
Blüthen	7,66	»	»	»	0,075	»	»	»	0,98	»	»

III. Armeria vulgaris.

Wurzel	4,74	Proc.	Asche	und	0,17	Proc.	ZnO	entspricht	3,58	Proc.	der Asche
Stengel	5,37	»	»	»	0,02	»	»	»	0,37	»	»
Blätter	9,36	»	»	»	0,11	»	»	»	1,17	»	»
Blüthen	6,08	»	»	»	0,07	»	»	»	1,15	»	»

IV. Silene inflata.

Wurzel (geschält)	2,71	Proc.	Asche	und	0,02	Proc.	ZnO	entspricht	0,74	Proc.	der Asche
Stengel, Blätter, Blüthen	11,43	»	»	»	0,22	»	»	»	1,92	»	»

»Es versteht sich von selbst, dass die Zinkbestimmung nicht in der eingeäscherten Pflanze vorgenommen werden darf, weil dabei ein Verlust durch Verflüchtigung des Zinks unvermeidlich ist. Bei meinen Bestimmungen habe ich die organische Substanz entweder durch Salzsäure und chlorsaures Kali zerstört, oder aber die trockene, möglichst fein gepulverte Pflanze mit heisser verdünnter Salpetersäure extrahirt, welch letzteres Verfahren sehr exacte Resultate liefert, und sich durch seine Einfachheit vor den anderen Methoden vortheilhaft auszeichnet.«

»Höchst merkwürdig ist die oben angedeutete Habitusänderung der auf diesen zinkhaltigen Feldern wachsenden Viola tricolor und Thlaspi alpestre, welche Aenderungen so constant sind, dass sie Veranlassung zur Aufstellung neuer Species — Viola calaminaria und Thlaspi alpestre — gegeben haben. In wiefern dieselben mit dem Zinkgehalt in Verbindung zu bringen sind, sowie über die physiologische Bedeutung des letzteren überhaupt, darüber müssen weitere Versuche Aufklärung geben. Selbst über die Constanz der Viola calam. sind, soweit mir bekannt, die Ansichten der Botaniker noch verschieden.«

In mancher Hinsicht ähnlich scheint sich das Mangan zu erhalten, es kommt bald in sehr kleiner, bald in übergrosser Menge, je nach dem Boden, in derselben Pflanzenart vor; seine Bedeutung, seine Unentbehrlichkeit oder seine Gleichgiltigkeit für die Ernährung sind noch unbekannt..

Literatur über die Aschenbestandtheile der Pflanzen:

Th. de Saussure, Recherches chimiques. 1804.

J. v. Liebig, Die Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur und Physiologie. 1865.

Rochleder, Chemie u. Physiol. d. Pflanzen. 1858. p. 121 ff.

Asche der Epiphyten: Luca, Comptes rendus. 1861. p. 244.

Asche der Flechten: Flora 1861. Nr. 34. v. Uloth.

Nothwendigkeit der Aschenbestandtheile für Gährungspilze: Pasteur, Arbeiten über die Gährung und De Bary's Referat darüber in Flora 1863. p. 8—10; ferner Raulin, Comptes rendus 1863. T. LVII. p. 228.

Ueber die Inconstanz der Aschenverhältnisse: Malaguti u. Durocher, Ann. des sc. nat. 1858.

Allgemeines: Garreau, Ann. des sc. nat. 1860. p. 170.

VI.

Aufnahme der Nährstoffe.

Sechste Abhandlung.

Ueberführung des Wassers und der gelösten Stoffe aus der Umgebung in die Pflanze.

§ 48. Die Aufnahme des Wassers und der darin aufgelösten Nährstoffe durch die Zellwandungen geschieht durch Diffusion. Die Richtigkeit dieser Behauptung versteht sich so zu sagen von selbst und bedarf keines besonderen Beweises, wenn man dem Worte Diffusion seine im wissenschaftlichen Sprachgebrauche eingebürgerte Bedeutung lässt. An den letzteren sich haltend, kann man als Diffusionen alle diejenigen Arten von Molecularbewegungen verstehen, welche eine fortschreitende Ortsveränderung (translatorische Bewegung) der Molecüle bewirken und hervorgerufen werden durch die Anziehung chemisch differenter Stoffe, so lange, bis innerhalb des gegebenen Systems ein allseitiger Gleichgewichtszustand dieser Molecularkräfte eintritt. Abgesehen von den Gasen, finden solche Bewegungen statt, z. B. 1) wenn die Molekeln eines flüssigen Stoffes zwischen diejenigen eines quellungsfähigen eindringen, 2) wenn die Molekeln eines festen Stoffes der Anziehung eines Lösungsmittels folgend, sich von einander trennen und in letzterem gleichmässig zu vertheilen suchen, oder wenn eine bereits vorhandene Lösung mit einer schwächeren oder stärkeren derselben Art oder mit dem reinen Lösungsmittel selbst in Berührung kommt, 3) wenn das Lösungsmittel und der darin gelöste Stoff mit einem quellungsfähigen (imbibirenden) Körper sich berührt, 4) wenn zwei homogene mischbare Flüssigkeiten sich gegenseitig oder einen quellungsfähigen Körper durchdringen, 5) wenn ein quellungsfähiger Körper auf der einen Seite von einem Lösungsmittel durchdrungen wird auf der anderen aber einen darin löslichen Stoff berührt u. s. w. Derartige Kräfte reichen im Allgemeinen vollkommen hin, um die Vorgänge bei der Stoffaufnahme in die Pflanze begreiflich erscheinen zu lassen, zumal wenn man bedenkt, dass dieselben in den geschlossenen Zellen nothwendig verschiedene Spannungszustände herbeiführen müssen und dass der chemische Process in den

Zellen als ein beständiger Ruhestörer wirkt, der eine Ausgleichung der Molecularkräfte nicht zu Stande kommen lässt. Die bereits bekannten Diffusionsgesetze sind umfassend genug, um die verschiedenen Fälle der Stoffaufnahme in die Pflanze darunter zu subsumiren, wenn es auch keineswegs gelingt, jeden einzelnen Fall in seine einzelnen elementaren Vorgänge zu zerlegen. Wenn man daher, wie es wohl geschieht, die Behauptung ausspricht, die Stoffaufnahme in die Pflanze und die Stoffbewegung in derselben können durch Diffusion oder durch Endosmose und Exosmose nicht erklärt werden, so kann damit nur das gemeint sein, dass die bisher gemachten Diffusionsversuche noch kein vollständiges Bild jener physiologischen Vorgänge gewähren. Eine derartige Erwartung ist aber an sich ungerechtfertigt, ja unlogisch: die Hoffnung, mit einer beliebigen Lösung von Zucker, Gummi, Salzen, unter Mitwirkung von Schweinsblase, Herzbeutel, Pergamentpapier u. s. w. Apparate herzustellen, welche bestimmte Lebenserscheinungen der Zelle vollständig repräsentiren könnten, ist einfach aufzugeben; sie wäre nur dann gegründet, wenn wir eine künstliche Zellwand herstellen könnten, die in ihrem ganzen molecularen Bau dem einer natürlichen Zellwand absolut gleich wäre und wenn wir im Innern unserer künstlichen Zelle ein künstliches Protoplasma so construiren könnten, dass seine Eigenschaften eine genaue Copie derer des lebenden Protoplasmas wären. — Die blosse Thatsache, dass die Diffusionserscheinungen einer Zelle sich plötzlich und auffallend ändern, sobald sie auf irgend eine Weise ohne sichtliche Verletzung getödtet wird, zeigt hinreichend, dass die dem lebenden Zustande eigenthümlichen Molecularkräfte, auf deren Verständniss wir ausgehen, auf inneren und unbekannten Zuständen der Zellentheile beruhen, welche auf künstliche Weise nachzuahmen wohl niemals gelingen dürfte, welche durch todte thierische Häute einfach substituiren zu wollen, nur auf einem völligen Missverständniss beruhen könnte. Viel eher wird es umgekehrt gelingen; aus den Diffusionserscheinungen der Zellenbestandtheile deren Molecularbau zu erschliessen, wie dies bereits mit Glück dem Scharfsinne Nägeli's gelungen ist

Dennoch sind jene im Vergleich zur Zelle so rohen Apparate, wie wir sie zu Diffusionsversuchen anwenden, die Basis unserer Einsicht in den Lebenslauf der Zelle; man muss nur nicht erwarten, dass sie uns diesen ohne Umstände erzählen, genug, dass sie uns die allgemeinsten Gesetze der Molecularkräfte erkennen lassen: die Physiologie, welche den Lebenslauf der Zelle Schritt für Schritt verfolgt, wird jene Gesetze nicht zurückweisen und noch weniger einfach ohne Weiteres auf die Zelle übertragen wollen, sondern sie nach Maassgabe der Umstände combiniren und modificiren, wie es die Erscheinungen des Lebens fordern. Der Einwurf, die Diffusionserscheinungen, wie wir sie künstlich hervorrufen, könnten keine Aufklärung über die Lebensvorgänge in der Zelle geben, hätte denselben logischen Werth, wie etwa die Behauptung, die Gesetze der Chemie könnten desshalb in der Pflanze nicht gelten, weil es den Chemikern nicht gelingt, in gläsernen und metallenen Gefässen Stärke oder Zellstoff oder Eiweiss aus Kohlensäure, Wasser, Ammoniak und Schwefelsäure zu bereiten, was die Pflanze mit so vielem Erfolge und scheinbar so geringen Mitteln vollbringt; sie arbeitet aber eben nicht mit Gläsern und Metallgefässen, sondern mit lebenden Zellen, wo nicht bloss die chemischen Affinitäten sondern Molecularkräfte verschiedenster Art die zu combinirenden Stoffe beeinflussen.

Dem Gesagten entsprechend, setze ich hier, wie in den folgenden Abhandlungen die Kenntniss derjenigen Diffusionserscheinungen voraus, die man bisher mit künstlichen Apparaten beobachtet hat; dieselben gehören nicht speciell der Pflanzenphysiologie an, sie bilden vielmehr einen Theil der allgemeinen Physik und gehören somit zur allgemeinen Vorbildung eines Jeden, der sich mit Physiologie beschäftigt. Anfänger werden die nöthige Belehrung in folgenden Schriften finden: C. Ludwig: Lehrbuch der Physiologie des Menschen 1858 im 1. und 2. Abschnitt des I. Bds. (das Beste bisher in dieser Richtung geleistete); Adolf Fick: Medicinische Physik 1. Abschnitt (eine vorzügliche Darstellung); Th. Graham: in Ann. der Chemie und Pharmacie v. Wöhler, Liebig, Kopp 1862. Januarheft und Pogg. Ann. 1864. Dutrochet: Mémoires pour servir à l'hist. u. s. w. Bd. I. Sehr wichtig sind für die physiologischen Zwecke die Beobachtungen Maschke's über die Aufsammlung der gelösten Farbstoffe in Eiweisskörpern (Botan. Zeitg. 1859. p. 21), Nägeli's: »Diosmose der Pflanzenzelle« in Nägeli und Cramer: Pflanzenphysiol. Unters. Heft I. 1855, ferner Nägeli's: Reaction von Jod auf Stärkekörner und Zellmembranen in den Sitzungsber. d. k. bayer. Akad. d. Wiss. 1862 und 1863. Das Verhalten der Farbstoffe und des Iods zu organischen quellungsfähigen Körpern ist in den oben genannten Schriften nicht mit in Kreis der allgemeinen Betrachtungen gezogen; es ist aber besonders insofern wichtig, als diese Erscheinungen den Beweis liefern, dass manche gelöste Stoffe in relativ weit grösserer Menge in den quellungsfähigen Körper eintreten, als das Lösungsmittel selbst, während die meisten Salzlösungen sich umgekehrt verhalten; man könnte die Aufsammlung des Iods und der Farbstoffe in organisirten Körpern aus ihrer Lösung als »accumulirende« Diffusion oder Aufspeicherung bezeichnen. Dieselbe ist für die Physiologie zumal sehr wichtig geworden, seit Nägeli zeigte, dass das Protoplasma im lebenden Zustande Farbstoffe nicht in sich aufnimmt, nach der Tödtung aber sie nicht nur aufnimmt, sondern in sich accumulirt, aufspeichert[1]). Die sogenannten Absorptionskräfte des Bodens, auf die ich unten zurückkomme, beruhen sicherlich zum Theil (nicht ganz) auf ähnlichen Vorgängen, wie die Färbung der todten Eiweissstoffe durch Karmin, und wie die Einlagerung des Iod in Stärkekörner und in Zellhäute. Es ist aber hier nicht der Ort, näher auf diese Verhältnisse einzugehen.

§ 19. Entscheidend für die Qualification irgend eines Organs zur Aufnahme von Wasser und darin gelösten Stoffen ist zunächst die Eigenschaft seiner Oberfläche, von dem Wasser unmittelbar berührt, d. h. benetzt zu werden. Pflanzentheile, welche mit einer fettigen, wachsartigen Schicht überzogen sind, auf der sich das Wasser tropfenartig zusammenzieht und abrinnt, die nach dem Eintauchen in Wasser trocken oder nur mit einzelnen Tropfen besetzt erscheinen, können nicht als Aufnahmsorgane für Wasser und darin gelöste Stoffe dienen. Dahin gehören viele in der Luft sich ausbreitende Pflanzentheile, die mit einem sogenannten Reif (Wachs) oder einer starken Cuticula überzogen sind: manche Internodien, Laubblätter, Früchte, Blüthen. Häufig sind diese Organe mit einer Luftschicht bekleidet, die (vielleicht verdichtet) mit grosser Zähigkeit ihren Platz behauptet und die Berührung des Wassers mit den Oberflächen unmöglich macht. Sie ist leicht zu erkennen, wenn man frische Zweige in Brunnenwasser untertaucht, indem sie einen silberglänzenden Ueberzug oft von nicht unbeträchtlicher Dicke auf der Epidermis bildet. Solange dieser Ueberzug nicht durch das umgebende Wasser absorbirt oder durch häufig aufschlagende Regentropfen abgewaschen ist, findet keine Benetzung statt und diese Flächentheile können so

1) Das Wachsthum der Stärkekörner und Zellhäute durch Intussusception nach den Darlegungen Nägeli's kann als ein besonderer Fall der aufspeichernden Diffusion betrachtet werden.



lange auch nicht als Aufnahmsorgane für Wasser und wässerige Lösungen dienen. — Da sich später kaum eine so passende Gelegenheit findet, so können wir hier bei einigen Erscheinungen verweilen, die mit dem Gesagten zusammenhängen und bisher noch wenig Beachtung in der Physiologie gefunden haben. Taucht man[1]) ein frisches Maisblatt in reines Wasser, so ist die Lamina mit einer silberglänzenden Luftschicht überzogen, nur der Mittelnerv erscheint grün, d. h. er wird vom Wasser benetzt; bleibt das Blatt längere Zeit im Wasser, so verschwindet der Luftüberzug und die Oberfläche wird benetzt. Bei untergetauchten Blättern von Lupinus termis oder Trifolium pratense bemerkt man eine dicke umhüllende Luftschicht, nur die grösseren Nerven sind frei davon, sie werden von dem Wasser benetzt; die auf der Blattfläche stehenden Haare werden ebenfalls vom Wasser benetzt und der das Blatt umhüllende Luftsack erscheint so gewissermaassen von Poren durchsetzt; nach dem Herausziehen findet man das Mesophyll trocken, die grösseren Nerven und Haare nass. Auf ähnlichen Ursachen beruht offenbar die Form, in welcher sich der Thau auf Blättern ansammelt[2]); dabei wirkt aber auch die Configuration der Oberfläche insofern mit, als sie durch die verschiedene Ausstrahlung die Masse des Niederschlags an jeder Stelle des Blattes mit bestimmt. Im Allgemeinen hängt die Vertheilung der Tropfen von dem Verlaufe der Nerven ab; sie ist daher bei Monocotylen vorwiegend geradlinig, bei den Dicotylen netzartig. Auf den Nerven setzen sich die Tropfen in regelmässigen Abständen an und gewähren das Ansehen von Perlenschnüren. Je dicker der Nerv, desto grösser die Tropfen; daher sieht man auf einem Blatte alle Grössen von Tropfen, je nach der Dicke der Nerven. Auf den Blättern mit glatter Epidermis lagern sich zwischen den Nerven mehr unregelmässige Tropfen ab, ohne mit jenen zusammenzufliessen; die Blattränder sind an den Zähnen meistens mit Ausscheidungstropfen regelmässig besetzt und bei den Gräsern hängt oft ein grösster Tropfen dieser Art an der Spitze. Die Haare auf den Blättern tragen gewöhnlich eine ganze Reihe von kleinen Tröpfchen, die man oft erst mit der Lupe erkennt, die Tropfen sitzen an dem Haare übereinander wie Perlen auf einem Draht. Auf der Oberfläche fliessen die Tropfen stark bethauter Blätter Morgens in den tieferen Stellen zusammen; es sind dies die kleinen Thäler, deren Sohle von den Blattnerven gebildet wird. An diesen Stellen adhärirt das Wasser, während es von der Epidermis des Blattparenchyms wegrollt. Es ist daher wahrscheinlich, dass die kleine Menge des Thauwassers, welches die Blätter aufsaugen durch die Haare und die Epidermis der Nerven eintritt. Diese Aufsaugung kann indessen nur bei sehr trockenem Boden, nach heissen Tagen, wo die Pflanzen Abends noch schlaff bleiben, einigermaassen bedeutend sein; wenn die Blätter straff, turgescirend sind und die Wurzeln noch Wasser im Boden vorfinden, ist es kaum möglich, dass der Thau in grösserer Menge eindringen könnte, da alle Zellen ohnehin völlig erfüllt sind. Da sich mit dem Thau zugleich die Ausscheidungstropfen an den Spitzen und Rändern der Blätter einstellen, was man Abends im Freien leicht beobachten kann, so folgt daraus, dass die Wurzeln um diese Zeit noch viel Wasser aufnehmen und in die Blätter hinauftreiben, und

1) J. Sachs: »Mechanismus bei der Ernährung der Pflanzen« in: Agronomische Zeitung von Hamm 1860. p. 710.

2) J. Sachs: »Notiz über Thaubildung auf Pflanzen« in »Landwirthsch. Vers.-Stat. 1861. Bd. III. 45, wo auch Wägungen des auf Blättern angesammelten Thaues mitgetheilt sind.



zwar mehr als diese halten können, deshalb tritt es in Gestalt von Tropfen aus und darin liegt auch der Beweis, dass der Thau nicht in grösserer Menge eindringen kann. — Wenn dagegen die Blätter Abends, was indessen sehr selten geschieht, noch welk sind, so können sie wohl auch den Thau aufsaugen und so ihre Straffheit wiedererlangen. Indessen darf man dem Thau in unserem Klima in dieser Beziehung keine zu grosse Bedeutung beilegen, denn es thaut nur dann stark, wenn seit dem letzten Regen keine allzu lange Zeit verstrichen ist, wenn also die Pflanzen auch im Boden noch hinreichend Wasser vorfinden[1]. Wenn nun auch das Thauwasser an den Stellen, wo es die Blätter wirklich benetzt, in kaum nennenswerther Menge eindringt, so können doch die im Thau aufgelösten Salze des Ammoniaks und der Salpetersäure durch Diffusion in die Zellen eindringen, was bei der äusserst geringen Menge dieser Salze im Thau indessen auch nur einen sehr geringen Gewinn für die Pflanze abwerfen dürfte.

In die Reihe der Erscheinungen, welche durch die verschiedene Benetzbarkeit der Epidermis am Mesophyll und den Nerven der Blätter hervorgerufen werden, gehört eine Reihe von Capillarwirkungen, welche zuerst S. S. F. Arendt an den Blättern verschiedener Pflanzen beobachtete. Wenn die Blattnerven auf ihrer Oberseite dem Wasser stark adhäriren und ihr Querschnitt eine gewisse Concavität darbietet, wenn gleichzeitig die Stellung der Haare auf und neben der Nervenoberfläche eine günstige ist, so kann sich das Wasser in den Nervenrinnen wie in Capillaren hinaufziehen und sich auf die kleinen Nervenläufe in feinen Adern ausbreiten, um endlich an einer überhängenden Blattspitze abzutropfen. Arendt (Flora 1843. p. 153 und Ann. des sc. nat. 1843. T. 19. p. 327) beschreibt das Phänomen an den Blättern von Urtica dioica, wo ich seine Beobachtungen vollkommen bestätigt fand, folgendermaassen: Wenn man ein Stück Stamm von Urtica dioica so in Wasser stellt, dass die Basaltheile zweier Blattstiele noch mit eintauchen, der obere Theil der Stiele und die Laminae aber sich in der Luft befinden, so erhebt sich das Wasser in der Stielrinne aufwärts und verfolgt die Mittelrinne der Lamina, um an der Spitze der letzteren, wenn sie abwärts geneigt ist, abzutropfen, das Wasser zieht sich auch in alle die kleinen Rinnen, welche den Nervenverzweigungen entsprechen. Bei Urtica urens ist diese Capillarwirkung minder energisch, bei Ballota nigra ist sie aber noch stärker als bei Urtica dioica; bei Leonurus cardiaca erhob sich das Wasser erst 3 Cm. hoch am Stamme selbst bis es die Blattachsel erreichte, um von dort in angegebener Art auf dem Blatt sich zu verbreiten. Sehr stark war die Wirkung auch bei Ageratum coeruleum, auch bei Physalis Alkekengi wurde ähnliches beobachtet. Bei Clinopodium vulgare, Betonica stricta erhob sich das Wasser wohl auf das Blatt, aber

---

[1]) »Die wichtigste Rolle (sagte ich ferner a. a. O.) scheint der Thau am Morgen bei Sonnenaufgang zu spielen. Wenn die in Nachtruhe versunkenen Pflanzen plötzlich von der Sonne getroffen werden, so würden sie welken, da die Wurzeln in dem noch kalten Boden wenig thätig sind; der Thau schützt die Blätter vor plötzlich eintretender starker Transpiration nach Sonnenaufgang, und so gewinnt die Pflanze Zeit, in den Erregungszustand einzutreten, der dem Tage entspricht«; diese Ansicht stützt sich auf die von mir gemachte Wahrnehmung, dass im Zimmer cultivirte Pflanzen, wie Bohnen, Mais, Brassica Morgens, wenn sie plötzlich von der Sonne getroffen werden, oft stark welken, dass sie aber bei fortgesetztem Sonnenschein dann wieder frisch werden, und ferner auf meine Beobachtung, dass die Wurzelthätigkeit bei Aufnahme des Wassers durch Temperaturerhöhung sich steigert.



es tropfte nicht ab; noch schwächer ist die Wirkung bei Galeobdolon luteum, Galeopsis ochroleuca, Scrofularia vernalis; viele andere von Arendt und mir untersuchte Blätter zeigen dieses Phänomen nicht.

Es kann kaum einem Zweifel unterliegen, dass das Wasser und die darin gelösten Stoffe durch solche Flächentheile der Blätter, welche sich durch eine starke Benetzbarkeit auszeichnen, auch gelegentlich in's Innere der Zellen diffundiren können, und die Pflanze kann vielleicht selbst von sehr kleinen Stoffmengen, die sie auf solche Art gewinnt, Nutzen ziehen, selbst wenn die Wägungen keine bemerkbare Wasseraufnahme erkennen lassen, wie dies bei den später zu beschreibenden Beobachtungen Duchartre's sich herausstellt. Jedenfalls darf man hier von der einen Pflanzenart nicht auf die andere schliessen, da die Benetzbarkeit der Blätter so verschieden ist[1]).

Es scheinen vorzugsweise die mit Spaltöffnungen reichlich versehenen Oberflächen vor der Adhäsion des Wassers geschützt zu sein, wie schon das Gesagte und noch mehr der Umstand lehrt, dass schwimmende Blätter, wie die der Nymphaeen, Polygonum amphibium, Hydrocharis u. a. auf der Unterseite, wo sie keine Spaltöffnungen haben, völlig benetzt werden, auf der Oberseite aber, welche die Spaltöffnungen trägt, das Wasser in runden Tropfen abrollen lassen; die Bedeutung dieser Einrichtung für die Oekonomie der Pflanze ist leicht ersichtlich, da die Spaltöffnungen bei dauernder Benetzung sich schliessen und auf diese Weise die Luftwege für den schnellen Ein- und Austritt der Gase geschlossen würden.

§ 50. Wenn die äussere Fläche einer Zellwand benetzbar ist, so ist, wie es scheint ausnahmslos, auch die innere Substanz der Wand imbibitionsfähig, und da sie auf der inneren Seite mit dem Protoplasma und dieses mit dem Zellsaft in Berührung steht, so sind alle Bedingungen eines Diffusionsstromes durch die Wandung hindurch gegeben. Indem wir einstweilen von der wesentlichen Verschiedenheit der Diffusionseigenschaften der Zellstoffhaut und der Protoplasmaauskleidung (Primordialschlauch) derselben absehen, ist es nicht überflüssig für das Verständniss des Folgenden, auf Grund der bekannten Diffusionsgesetze uns im Voraus das Wesentlichste dessen zu vergegenwärtigen, was dann geschehen muss, wenn eine Zelle aussen von einer wässerigen Lösung verschiedener Stoffe berührt wird, wie es der gewöhnliche Fall bei Pflanzentheilen ist, welche die Nährstoffe aus dem Wasser der Flüsse, Teiche, des Meeres oder aus künstlichen Nährstofflösungen aufnehmen.

Die mit der Aussenfläche der imbibitionsfähigen Zellhaut in Berührung tretende Flüssigkeit enthalte die drei verschiedenen Salze a, b, c aufgelöst und auf die Gewichtseinheit des Lösungswassers enthalte die Lösung die Gewichte $m_{(a)}$, $n_{(b)}$, $p_{(c)}$ der genannten Stoffe. Der allgemeinste Fall ist nun der, dass wenn eine Gewichtseinheit Wasser aus der Lösung in die Wandsubstanz eintritt um sie zu durchtränken, die Zusammensetzung der Lösung eine quantitative Störung erfährt; jedes Molecül eines gelösten Stoffes ist mit seinem Lösungswasser durch eine bestimmte Kraft verbunden; das in die Haut durch die Molecularanziehung der letzteren eintretende Wasser wird die Molecüle a, b, c mit den entsprechenden Kräften nachzuziehen suchen, aber die moleculare An-

1) Vergl. Bonnet, Usage des feuilles I.

ziehung der Haut ist gegen Wasser, gegen jeden der Stoffe a, b, c eine andere; die Anzahl von Wassermolecülen, und von den Molecülen a, b, c, welche gleichzeitig zwischen die Hautmolecüle sich einlagern können, ist eine Function der verschiedenen Anziehungen zwischen Wasser und Haut, Wasser und a, b, c, ferner zwischen Haut und a, b, c, ferner zwischen den Anziehungen von a, b und c untereinander.

Für die in die Haut eingetretene Wassereinheit werden daher nicht die Quantitäten m, n, p der Stoffe a, b, c mit eintreten, sondern andere Quantitäten z. B. $\frac{m}{u}$, $\frac{n}{x}$, $\frac{p}{y}$, wo u, x, y sehr verschiedene Werthe, ganze Zahlen oder Brüche bedeuten können. Aus dem Verhalten des Protoplasmas und der Zellhaut zu Farbstoffen, wonach letztere in lebendes Protoplasma nicht eindringen, während sie durch die Zellstoffhaut diffundiren, geht hervor, dass die Werthe $\frac{1}{u}$, $\frac{1}{x}$, $\frac{1}{y}$ für Zellhaut und Protoplasma sehr verschieden sein können. — Wenn sich nun in der Substanz der Zellhaut für einen Augenblick das moleculare Gleichgewicht hergestellt hat, so haben wir auf der äusseren Seite der Haut die Lösung, welche für die Wassereinheit die Quantitäten $m_{(a)}$, $n_{(b)}$, $p_{(c)}$ enthält und wir wollen annehmen, die Lösung sei in so grosser Menge vorhanden, dass die Veränderung, welche sie durch die Imbibition der Haut erfährt, vernachlässigt werden kann; die Haut enthält jetzt für die Wassereinheit die imbibirten Stoffmengen $\frac{m_{(a)}}{u}$, $\frac{n_{(b)}}{x}$, $\frac{p_{(c)}}{y}$. Viel complicirter wird die Sache, wenn die umgebende Lösung in geringer Menge vorhanden ist, so dass die durch Imbibition bewirkte Störung in's Gewicht fällt, wie es bei der Erziehung der Landpflanzen in wässerigen Lösungen in kleinen Gefässen der Fall ist. Sehen wir, wie schon erwähnt, hiervon ab und lassen wir eine Störung des molecularen Gleichgewichts in der durchtränkten Haut eintreten. Eine Stelle der Zellhaut stehe z. B. mit anderen Zellen in Berührung, die ihr Wasser entziehen; alsdann wird das imbibirte Wasser unserer Zellhaut sich nach jener Stelle hin bewegen, während die mit der Lösung in Berührung stehenden Zellhautstellen den Verlust an Wasser aus dieser ersetzen. Das Lösungswasser geräth so ausserhalb und innerhalb der Zellhautsubstanz in Bewegung, gegen welche die gelösten Molecüle a, b, c relativ gleichgiltig sind, für sie braucht der Gleichgewichtszustand zunächst nicht gestört zu sein; es entsteht also eine Wasserströmung in der Haut, ohne gleichzeitige Bewegung der gelösten Stoffe; ist aber ausser der Zelle nur wenig Lösung vorhanden, so wird diese merklich concentrirter werden und dadurch ein neues Gleichgewicht zwischen ihr und der Imbibition der Haut nöthig werden, es wird so durch die blosse Wasseraufnahme secundär eine Störung der gelösten Molecule eintreten. Bei der angenommenen Störungsursache braucht die Bewegung nicht einmal in's Protoplasma und nicht in den Zellsaft einzudringen, sie kann innerhalb der Zellhautmasse verlaufen; wenn dagegen das Protoplasma Wasser in sich aufnimmt, so kann es dasselbe der Innenseite der Haut entziehen und es geht nun der Diffusionsstrom quer durch die Haut u. s. w. — Nehmen wir dagegen an, innerhalb der Protoplasmasubstanz werde der Stoff a in eine neue Verbindung übergeführt, so wird zunächst das moleculare Gleichgewicht für a im Protoplasma gestört, die Protoplasmamolecüle suchen neues a aufzunehmen

und sie finden es in der innersten Schicht der Zellhaut; ist die Anziehung des Protoplasma gross genug, so reissen sich die imbibirten *a*-Molekeln aus den Zwischenräumen der Zellstoffmolecüle los und treten in's Protoplasma über; dadurch wird aber in der betreffenden Zellhautschicht ein Platz frei, aus der weiter nach aussen liegenden Zellhautschicht rücken die dort befindlichen *a*-Molekeln nach innen vor, und diese Bewegung geht quer durch die Zellhaut, indem immerfort solche Molecüle, die vom Ziel der Bewegung immer weiter entfernt sind, mit in die Bewegung hineingezogen werden; endlich wird auch die äusserste Zellhautschicht einen Theil ihrer *a*-Molecüle an die nächst innere abgeben und dafür aus der sie benetzenden Lösung ebensoviele aufnehmen. Es findet also eine Bewegung, eine Strömung der *a*-Molekeln von aussen durch die Haut hindurch zum Protoplasma statt, wobei das Lösungswasser und die Molekeln *b*, *c* relativ unbetheiligt sein können, oder doch nur secundär afficirt zu werden brauchen; die Molecüle *a* schwimmen gewissermaassen von der Lösung her durch die Zellhaut hindurch, wobei jedes vielleicht noch eine Wassersphäre mitnimmt. Ebenso kann für die Molekeln *b* eine Bewegungsursache eintreten; im Zellsaft z. B. können diese Molekeln krystallisiren, dadurch wird der Zellsaft fähig eine neue Zahl derselben aufzunehmen, er entzieht sie dem Protoplasma, dieses der Zellhaut, diese der umspülenden Lösung. Gleichzeitig könnte der Stoff *c* durch benachbarte Zellen unserer in Betracht gezogenen Zelle entzogen werden, auch er wird in Bewegung gerathen, und er kann dabei entweder die Zellhaut zweimal quer durchsetzen, das Protoplasma und den Zellsaft derselben passiren, oder aber er bewegt sich innerhalb der imbibirten Haut durch die Molecularräume derselben bis zu der Stelle hin, wo er in die einer benachbarten Zellhaut übertritt. Jede der vier Molecularbewegungen (des Wassers, der Stoffe *a*, *b*, *c*) ist unserer Annahme nach jedesmal durch eine andere Ursache hervorgerufen, jede dieser Bewegungen ist von der anderen zunächst (wenn auch nicht in ihren Folgen) unabhängig, jede derselben kann eine andere Geschwindigkeit und Richtung haben. Es ist auch gar keine Ursache denkbar, welche eine Lösung als solche von aussen her in die Haut und durch diese hindurch treiben könnte, die Bewegungen werden veranlasst durch moleculare Anziehungen und diese sind für jeden Theil der Lösung im Allgemeinen andere; die Störungen des molecularen Gleichgewichts werden veranlasst durch den Verbrauch der verschiedenen Bestandtheile der Lösung und dieser Verbrauch wird verschieden sein je nach der Natur des Stoffes. Mit einiger Uebertreibung kann man daher sagen, die Bestandtheile einer Lösung sind für den Diffusionsvorgang relativ unabhängig von einander und dies wird sich der Wahrheit um so mehr nähern, je verdünnter die Lösung und je grösser ihre Masse ist. Die gegenseitige Anziehung der Molekeln *a*, *b*, *c* kann es aber auch bedingen, dass durch die Bewegung z. B. von *b* eine Anzahl *c*-Molekeln in derselben Richtung mit gezogen werden; das Anziehungsverhältniss von Wasser, Haut und gelösten Stoffen kann anderseits bewirken, dass in je grösserer Masse *a* eintritt, in desto kleinerer *b* eingelassen wird u. s. w. — Die Bewegungen der Bestandtheile der Lösung werden ausserdem beeinflusst werden von dem Entwickelungszustand der Zelle oder ihrer Genossen. Eine einzelne im Wasser liegende Zelle, wie die der Palmellaceen und Protococcaceen u. s. w. bietet offenbar den einfachsten Fall; so lange diese Zelle nur in rascher Volumenvergrösserung begriffen ist und auf Kosten ihrer Reservestoffe wächst, wird sie

vorzugsweise Wasser aus der umgebenden Lösung aufnehmen, wenn sie aber aufhört zu wachsen und die Assimilation überwiegt, so dass sie sich mit Stärke, Oel, Protoplasma füllt, dann wird vorzugsweise eine Bewegung der dazu nöthigen Salze eintreten. Bei vielzelligen Wasserpflanzen wird ein ähnliches Verhalten statthaben; bei solchen mit oberirdischen Transpirationsorganen wird die Wasseraufnahme durch die Transpiration gefördert, die Aufnahme der einzelnen Nährstoffe je nach der chemischen Thätigkeit der Organe sich richten.

Aus dem Allen fliesst die Folgerung, dass eine Pflanze aus einer sie berührenden Lösung das ihr Nöthige in dem nöthigen Quantum aufnimmt, dass dabei die Lösung selbst wesentlich abweichen kann von dem quantitativen Bedürfniss der Pflanze. Wenn die Lösung nur alle nöthigen Stoffe enthält und in solcher Concentration, dass in gegebener Zeit eine hinreichende Zahl von Molecülen mit der aufnehmenden Fläche in Berührung kommen um den Anforderungen der Pflanze zu entsprechen, so kann dabei die Nährstofflösung doch sehr verschieden quantitativ zusammengesetzt sein, um die Pflanze vollständig zu ernähren, und sehr verschiedene Pflanzen werden aus derselben Lösung ihre sehr verschiedenen Ansprüche befriedigen; aus dem einfachen Grunde, weil nicht die Lösung in die Pflanze hineinfliesst, sondern weil die Pflanze aus der Lösung aufnimmt was sie braucht. In diesem Sinne hat man daher ein Recht von einem Wahlvermögen der Pflanze zu reden. Dieses Wahlvermögen ist aber kein absolutes. Verschiedene Umstände, die ganz allein von der Concentration der Lösung, von molecularen Eigenschaften der Zellenbestandtheile abhängen, können es bewirken, dass aus der Lösung mehr von irgend einem Stoffe aufgenommen wird, als die Pflanze braucht, d. h. mehr als sie verarbeitet, dass ebenso ganz gleichgiltige Stoffe sich aus der Lösung in die Pflanze verbreiten. Giftige Stoffe kommen hier nicht in Betracht, da sie die Zellen tödten, den Lebenslauf unterbrechen, den molecularen und chemischen Bau der Zellen zerstören. Da die verschiedensten auch für die Pflanze gleichgiltigen und selbst schädlichen Stoffe aufgenommen werden, da aber die Pflanze selbst unter sehr ungünstigen Bedingungen doch ihren Bedarf an den einzelnen Stoffen aus der Lösung zu decken sucht, so kann man der Pflanze, wie ich es früher als kurzen Ausdruck vorschlug, ein »quantitatives Wahlvermögen« zuschreiben[1]). Wahrscheinlich ist es aber, dass für jede Pflanze eine Zusammensetzung ihrer Nährstofflösung denkbar ist, aus der sie ihre jeweiligen Bedürfnisse an Nährstoffen am leichtesten befriedigen kann, in der sie also am raschesten und kräftigsten wächst, und die Vegetation wird um so unvollkommener werden, je weiter sich die Zusammensetzung der Lösung von jener besten entfernt.

Unter dem Einfluss derjenigen Kräfte, welche die Ortsbewegung der Molecüle einer Lösung (Diffusion) bewirken, können selbst chemische Verbindungen zerlegt werden, und es ist gegenwärtig nicht abzusehen, in welchem Maasse dies innerhalb der Pflanze, wo die Diffusionskräfte in so enormer Entwickelung auftreten, geschieht. Die äussere Zellhaut der aufnehmenden Organe ist mehr oder minder von den in der Zelle selbst enthaltenen Verbindungen durchdrungen und, wie man annehmen darf, auf ihrer Aussenfläche mit einer entsprechen-

1) Trotz der zugegebenen Zweideutigkeit dieses Worts wünsche ich es beizubehalten, da ein bezeichnenderes noch nicht vorgeschlagen wurde.



den Lösung überzogen, wie jeder imbibirte Körper es nothwendig sein muss. Die die Zellhaut durchtränkenden Stoffe kommen demnach mit denjenigen Stoffen in Berührung, welche die Lösung in der Umgebung des aufnehmenden Organs enthält; es können auf diese Weise gewisse Stoffe des Zelleninhalts in unmittelbare chemische Wechselwirkung mit den umgebenden gelösten Stoffen treten, es können Zersetzungen der gelösten Salze stattfinden. Auf diese Art dürfte sich eine von Knop zuerst gemachte Beobachtung erklären. Er zeigte, dass bei der Vegetation seiner mehrfach erwähnten Maispflanze in wässerigen Lösungen[1]) die salpetersauren Salze von Kali, Kalk und Talkerde ihre Salpetersäure an die Pflanze abgaben, während die zurückbleibenden Antheile dieser Basen in der Nährstofflösung als kohlensaurer Kalk und Talkerde und als schwefelsaures Kali wiedergefunden wurden. Die Deutung dieser Erscheinung ist aber wesentlich durch den Umstand erschwert, dass gleichzeitig mehrere Salze in der die Wurzel umgebenden Lösung vorhanden waren.

Die Beziehung der Pflanze zu ihrer Umgebung, die ich als quantitatives Wahlvermögen bezeichne, ist von Th. de Saussure entdeckt und seitdem durch eine lange Reihe von Thatsachen bestätigt worden, eine im Ganzen richtige Deutung derselben wurde zuerst von Schulz-Fleeth (der rationelle Ackerbau. 1856. p. 123) versucht, indem er darauf hinwies, dass die einzelnen Nährstoffe und das Wasser von der Pflanze nur insofern aufgenommen werden, als das »endosmotische Gleichgewicht« innerhalb und ausserhalb der Wurzel gestört wird, was wesentlich durch den Verbrauch der eingedrungenen Stoffe in der Pflanze geschieht. Seit den Arbeiten von Brücke, Ludwig, Cloëtta, Fick musste es sich übrigens von selbst verstehen, dass eine aus verschiedenen Stoffen zusammengesetzte Lösung nicht als solche in die Pflanze hineingelangen könne!

Th. de Saussure[2]) zeigte, dass dieselbe Pflanzenart aus gleichconcentrirten Lösungen verschiedener Stoffe für ein gegebenes Volumen aufgenommenen Wassers verschiedene Quantitäten der gelösten Substanz aufnimmt, dass ebenso dieselben Wurzeln aus einer zusammengesetzten Lösung zweier oder dreier Stoffe, die darin in gleichen Mengen vertreten sind, in gleicher Zeit verschiedene Mengen der letzteren aufnimmt. Bei den von ihm in Betracht gezogenen Verhältnissen ging jedesmal eine minder concentrirte Lösung als die dargebotene in die Pflanze über, und die zurückbleibende Lösung war daher concentrirter als die ursprüngliche. Die von ihm angewandten Pflanzen, Polygonum Persicaria und Bidens cannabina transpirirten offenbar grössere Quantitäten Wasser durch ihre Blätter und ersetzten den Verlust durch Wasseraufnahme aus der Lösung, während der Verbrauch der gelösten Stoffe in der Versuchsdauer kein entsprechend schneller war, zum Theil waren die dargebotenen Stoffe, Gummi, Zucker solche, die überhaupt nur sehr schwierig durch Zellhäute diffundiren, zum Theil waren es, wie der essigsaure Kalk, Stoffe von zweifelhafter Bedeutung für die Pflanze, zum Theil, wie das schwefelsaure Kupfer, geradezu Gifte. — In allem Wesentlichen wurden Saussure's Resultate von Trinchinetti (1848) bestätigt[3]). Nach ihm nehmen die Wurzeln alle unorganischen in Wasser gelösten Substanzen auf und zwar in sehr verschiedener Quantität. Als er den Pflanzen Auflösungen darbot, welche zugleich z. B. Salpeter und Kochsalz enthielten, nahm Mercurialis annua und Chenopodium viride viel Salpeter und wenig Kochsalz, Satureja hortensis viel Kochsalz und wenig Salpeter auf und dies geschah selbst dann noch, wenn die Auflösung dreimal so viel Kochsalz als Sal-

1) Landwirthsch. Vers. Stat. Heft 11. p. 174; und Stohmann in Ann. der Chemie und Pharmagie. 1862.

2) Recherches chimiques sur la veget. übers. v. Voigt. 1805. p. 232.

3) Augusto Trinchinetti sulla facoltà assorbente delle radici de vegetabili. Milano 1843. 4. Hier cit. nach v. Mohl's Referat in Bot. Zeitg. 1845. p. 111.



peter enthielt; aus einer solchen nahm Chenopodium viride beinahe allen Salpeter, Solanum Lycopersicum viel Kochsalz und beinahe keinen Salpeter auf. Aus einer Lösung von Salmiak und Kochsalz nahm eine Mercurialis viel Salmiak und eine Ackerbohne viel Kochsalz auf; eine Infusion von Galläpfeln wurde von keiner Pflanze aufgenommen, ebenso eine verdünnte Abkochung von Amylum, eine Zuckerlösung wurde nur von Pflanzen mit verletzten Wurzeln aufgenommen. Gefärbte organische Substanzen gingen nie in gesunde Wurzeln über, »humussaures Kali wurde von verschiedenen Pflanzen (Linsen, Bohnen, Polygonum Persicaria etc.) aufgenommen, in den Pflanzen selbst war dasselbe nicht nachzuweisen.« (Vergl. ferner Schlossberger, in Ann. d. Chem. u. Phys. 81. p. 122.) Schulz-Fleeth[1]) verglich die im natürlichen Wasser enthaltenen Basen und Säuren mit denen solcher Pflanzen, welche in diesem Wasser gewachsen waren (Chara foetida, Hottonia palustris, Nymphaea lutea, von dieser die untergetauchten Theile; von Nymphaea lutea, alba, die an die Luft ragenden Blätter, von Stratiotes aloides, Scirpus lacustris, Typha augustifolia, Arundo Phragmites die ganze Pflanze); die Aschen dieser Pflanzen waren in ihrer quantitativen Zusammensetzung nicht nur unter sich, sondern auch von der Asche des sie ernährenden Wassers wesentlich verschieden. Eine Vorstellung davon geben folgende Beispiele:

Das umgebende Wasser enthielt in 1000 Theilen		Die Asche der Pflanzen enthielt in 100 Theilen:			
		Chara foetida[2]) I.	Chara foetida[2]) II.	Hottonia palustris[3])	Stratiotes aloides[4])
Kali	0,0054	0,49	0,23	8,34	30,82
Natron	—	0,18	0,12	3,18	1,21
Chlornatrium	0,0335	0,14	0,08	8,94	2,72
Eisenoxyd	Spur	0,04	0,16	1,82	0,38
Kalk	0,0533	54,73	54,84	21,29	10,73
Magnesia	0,0112	0,57	0,79	3,94	14,35
Phosphorsäure	0,0006	0,31	0,16	2,88	2,87
Schwefelsäure	0,0072	0,24	0,28	6,97	3,48
Kohlensäure	0,0506	42,60	42,86	21,29	30,37
Kieselsäure	Spur	0,70	0,33	18,64	1,84

Gödechens[5]) analysirte vier Fucusarten, welche an der Westküste von Schottland am Ausfluss des Clyde gesammelt waren.

	Fucus digitatus	Fucus vesiculosus	Fucus nodosus	Fucus serratus
Kali	22,40	15,23	10,07	4,51
Natron	8,29	11,16	15,80	21,15
Kalk	11,86	9,78	12,80	16,36
Magnesia	7,44	7,16	10,93	12,66
Eisenoxyd	0,62	0,33	0,29	0,34
Chlornatrium	28,39	25,10	20,16	18,76
Iodnatrium	3,62	0,37	0,54	1,33
Schwefelsäure	13,26	28,16	26,69	21,06
Phosphorsäure	2,56	1,36	1,52	4,40
Kieselsäure	1,56	1,35	1,20	0,43
Aschenprocente	20,4 %	16,39 %	16,19 %	15,63 %

1) Ueber die unorganischen Bestandtheile einiger Wasserpflanzen, in Pogg. Ann. 1851. 84. Bd. p. 80.

2) Asche der ganzen Pflanze, I und II von verschiedenen Standorten; 100 Theile Trockensubstanz enthielten 54,584 Asche.

3) 4) 5) auf nebenstehender Seite.

Die vorstehenden Zahlen zeigen nicht nur, dass verschiedene Pflanzen aus demselben Medium ganz verschiedene relative Mengen der gelösten Stoffe aufnehmen, sondern die submersen Pflanzen liefern auch den Beweis, dass bei ihnen die Bewegung der Salzmolekeln aus dem Wasser in die Pflanze hinein eine raschere sein kann, als die der Wassermolecüle selbst, da bei diesen Pflanzen eine Transpiration im gewöhnlichen Sinne nicht stattfindet und eine sie durchsetzende Wasserströmung nicht nachgewiesen ist; man darf annehmen, dass sie nur so viel Wasser aufnehmen, als sie in ihrem Organismus wirklich enthalten; verglichen mit dieser Wassermenge ist die aufgenommene Quantität einzelner Salze sehr gross gegenüber ihrer Menge im umgebenden Wasser. Nimmt man für einige dieser Wasserpflanzen im frischen Zustand einen Wassergehalt von 90 % an, so enthalten 1000 Theile der frischen Pflanze 100 Theile Trockensubstanz; diese 100 Theile Trockensubstanz enthalten bei Hottonia nach Schulz-Fleeth 16,7 Theile Asche; es kommen also in der Pflanze auf 900 Theile Wasser 16 Theile Salze, im umgebenden Wasser kommen aber auf 1000 Theile Wasser nur 0,1618 Theile aschenbildende Stoffe. Unter der Annahme, dass die von Schulz-Fleeth untersuchte Hottonia 90 % Wasser enthielt, findet man, dass sie auf 1000 Theile ihres Vegetationswassers 0,53 Theile Phosphorsäure besass, während das umgebende Wasser in 1000 Theilen nur 0,0006, also 900 mal weniger Phosphorsäure enthielt; d. h. wenn die Pflanze eben nur so viel Wasser aufgenommen hat, als sie enthielt (von dem wenigen zersetzten Wasser lässt sich absehen), so mussten sich die phosphorsäurehaltigen Salzmolecüle ungefähr 900 mal so schnell als die Wassermolecüle durch die aufnehmenden Oberflächen in die Pflanze hineinbewegen. Die submerse Pflanze ist daher für diesen und andere Stoffe ein Anziehungscentrum, gegen welches die betreffenden Substanzmolecüle hinströmen; Aehnliches gilt zumal auch für das Iodnatrium, welches im Meerwasser in überaus kleiner Menge enthalten, in den Fucusarten sich ansammelt. Will man eine Analogie zwischen Lebendem und Leblosem zulassen, so kann man diese Aufsammlung gewisser Stoffe durch submerse Wasserpflanzen vergleichen mit der Aufsammlung des gelösten Carmins durch ein Stück Casein oder Eiweiss, welches man in die Lösung hängt, und welches dieser den Farbstoff unter passenden Umständen vollkommen entzieht, indem es ihn in seine Substanz aufnimmt und sich intensiv roth färbt[6]; auch hier bewegen sich die Substanzmolecüle nach dem Anziehungsmittelpunct, den der Eiweisskörper darstellt; dass dabei nicht an eine Anziehung in die Ferne zu denken ist, versteht sich von selbst; das Casein oder Eiweiss nimmt die ihm nächsten Stoffmolecüle in sich auf, die umgebende Schicht des Lösungsmittels wird dadurch ärmer an Farbstoff, sie entzieht ihn der nächst entfernteren Schicht, diese einer noch entfernteren u. s. w.; und ähnlich wirkt offenbar die aufnehmende Oberfläche der Pflanze; nur wird in dieser der betreffende Nährstoff nicht immer blos eingelagert, sondern auf chemischem Wege weiter verändert. Dagegen ist es nicht undenkbar, dass die Kieselsäure des umspülenden Wassers sich einfach in die Zellhäute einlagert, ähnlich wie der Farbstoff in die Substanz des sich färbenden Körpers. Bei den mit Kalk sich incrustirenden Charen wird das geringe Quantum des im umgebenden Wasser aufgelösten doppeltkohlensauren Kalks als einfach kohlensaurer Kalk auf der Oberfläche der Zellen niedergeschlagen, und auf diese Weise das Herbeiströmen entfernterer Substanzmolecüle veranlasst, die sich dann ebenfalls auf der Pflanze niederschlagen. Hier, wie bei jenen vorhin erwähnten Molecularbewegungen im Wasser muss die Massenbewegung des Wassers selbst (fliessendes Wasser, durch Wind bewegtes Wasser u. s. w.) dazu beitragen, der Pflanzenoberfläche immer neue substanzhaltige Wassertheile zuzuführen.

---

3) Als untergetaucht aufgezählt, also ohne Blüthe. Die Asche enthielt 1,75 % Manganoxyduloxyd; 100 Theile Trockensubstanz enthielten 16,69 Asche.

4) 100 Theile der ganzen getrockneten Pflanze enthielten 17,19 Asche.

5) Ann. d. Chemie u. Pharm. 54. p. 351. hier nach Rochleder, Chem. u. Phys. d. Pflanz. p. 121.

6) Maschke in Bot. Zeitg. 1859. p. 23.

Endlich zeigt auch die Thatsache, dass Pflanzen von ganz verschiedenen Ansprüchen, von ganz verschiedener Aschenzusammensetzung, dicht beisammen auf demselben Boden wachsen, dass jede von ihnen das ihr Passende aus dem allgemeinen Nahrungsreservoire aufnimmt; auch zeigt dieselbe Pflanzenart auf sehr verschiedenem Boden erwachsen immer eine gewisse Aehnlichkeit, etwas Charakteristisches ihrer Aschenzusammensetzung, wenn auch für einzelne Aschenbestandtheile oft bedeutende Abweichungen eintreten. Wenn ein Boden sehr arm ist an einem Stoff, den die Pflanze braucht, so wird sie ihn nur sehr langsam aufnehmen können, sie wird langsamer und weniger ausgiebig vegetiren, und deshalb auch die anderen Stoffe langsamer aufnehmen; ist der Boden reich an diesem Stoff, so wird sie ihn rasch aufnehmen können, sie wird schneller vegetiren (in gleicher Zeit ein grösseres Trockengewicht erreichen) und ganz abgesehen von dem Verbrauch dieses Stoffes, der den ferneren Eintritt in die Pflanze von aussen bewirkt, wird dieser Stoff auch deshalb in die Pflanze eindringen, weil er ausserhalb derselben in grösserer Menge vorhanden ist und daher das moleculare Gleichgewicht ausser- und innerhalb der Pflanze nur dann sich herstellt, wenn ein grösseres Quantum eingedrungen ist. Doch treten bei den im Boden eingewurzelten Pflanzen noch Umstände hinzu, wodurch zumal das letztgenannte Verhalten ein sehr verwickeltes wird (s. unten). Wie gross die Verschiedenheit der procentischen Aschenzusammensetzung gleichartiger Pflanzen auf verschiedenen Bodenarten sein kann, geht vorzugsweise aus einer Arbeit von Malaguti und Durocher (Ann. des sc. nat. 1858. T. IX. 230) hervor. Die Asche enthielt z. B. folgende Procente an Kalk:

	auf Kalkboden	auf Nicht-Kalkboden
Brassica oleracea	27,98	13,62
» Napus	43,60	19,48
Trifolium pratense	43,32	29,72
» incarnatum	36,18	26,68
Scabiosa arvensis	28,60	17,16
Allium Porrum	22,61	11,41
Dactylis glomerata	6,24	4,62

Die Asche enthielt ferner z. B. folgende Procente an Schwefelsäure:

	auf Thonboden	auf Kalkboden
Brasica cleracea	4,63	3,56
» Napus	7,19	4,20
Trifolium pratense	3,86	3,05
» incarnatum	3,05	1,74
Scabiosa arvensis	3,70	2,65

Für den Procentgehalt an Kali und Natron in der Asche geben sie folgende Zahlen an:

		Brassica Napus	Trifol. pratense	Trifol. incarn.	Allium Porrum	Quercus pedunc.
auf Kalkboden	Natron	5,56	4,80	13,80	2,26	2,18
	Kali	12,34	9,60	19,11	10,23	11,60
auf Thonboden	Natron	3,00	1,60	4,80	2,00	Spur
	Kali	25,42	27,20	28,74	42,44	19,83

Auch die Schmarotzer entziehen ihren Nährpflanzen die Nährstoffe nicht in der quantitativen Mischung, wie sie in den letzteren enthalten sind; so häuft Daedalia quercina nach Schlossberger und Döpping[1]) die Phosphorsäure in sich auf, die nur spärlich in dem vermodernden Holze, auf dem sie lebt, enthalten ist; ebenso enthält Viscum album verhältnissmässig viel mehr Phosphorsäure als das Holz des Apfelbaumes, auf dem es wächst.

1) Ann. d. Chem. u. Pharm. 32. p. 115. und Rochleder, a. a. O. p. 125.



§ 51. In dem vorigen Paragraphen wurde unserer allgemeinen Betrachtung der einfache Fall zu Grunde gelegt, dass die aufnehmende Oberfläche der Pflanze äusserlich von einer Nährstofflösung umspült werde, welche keiner anderen Flächenkraft, als der von der Pflanze selbst ausgehenden unterliegt; so ist es bei den submersen Wasserpflanzen, den schwimmenden, deren Wurzeln frei ins Wasser hinabhängen und den in wässerigen Nährstofflösungen cultivirten Landpflanzen. Wenn aber die aufnehmende Oberfläche der Pflanze in einem benetzbaren Medium sich derart ausbreitet, dass die vorhandene Flüssigkeit gleichzeitig den Flächenkräften desselben und denen der Pflanzenoberfläche unterliegt, so müssen die ersteren den letzteren im Allgemeinen entgegenwirken und überhaupt verwickeltere Beziehungen der aufnehmenden Oberfläche zur Umgebung entstehen. In diesem Falle befinden sich die unterirdisch lebenden Pflanzen und die Wurzeln derer, welche auf einem gewöhnlich trockenen (nicht mit Wasser gesättigten) Boden am besten gedeihen. Je nach der Natur des Bodens, seiner chemischen und mechanischen Zusammensetzung bildet derselbe einen mehr oder minder feinporigen, häufig selbst quellungsfähigen Körper, welcher auf die in seine Zwischenräume gelangende Lösung von Pflanzennährstoffen theils rein moleculare, theils zugleich chemische Kräfte geltend macht, wodurch die Bestandtheile der Lösung in verschiedener Weise afficirt z. Th. selbst aus der Lösung, welche die Flächen überzieht, fortgeschafft werden. Der leichteren Verständigung wegen betrachten wir das Wasser einer in einen solchen Boden gelangenden Nährstofflösung zunächst für sich, und gehen sodann zu dem Verhalten der darin aufgelösten Nährstoffe gegen den Boden einerseits und gegen die aufnehmende Pflanzenoberfläche anderseits über.

§ 52. Aufnahme des Wassers aus dem Boden[1]). Um immer einen bestimmten Fall vor Augen zu haben, soll hier zunächst nur von solchen Pflanzen gesprochen werden, welche auf einem culturfähigen, also dem für die Vegetation im Allgemeinen geeignetsten Boden wachsen. Ein solcher Boden zeichnet sich, ganz abgesehen von seiner chemischen Zusammensetzung, dadurch aus, dass er gleich der Oberkrume des Ackerlandes, der trockenen fruchtbaren Wiese, dem Obergrund der meisten Waldböden, der Gartenerde, höchstens so viel Wasser enthält, als er vermöge seiner Flächenkräfte zu halten vermag, dass er aber gewöhnlich viel weniger als dies enthält; unter günstigen Verhältnissen enthält er kein abtropfendes (fliessendes) Wasser, da dieses in kurzer Zeit abrinnt (durch porösen Untergrund, Drainröhren u. s. w.), wenn durch Regen oder Schneeschmelze u. s. w. die Poren sich zeitweilig mit Wasser, welches den Flächenkräften nicht unterliegt, gefüllt hatten. Ein derartiger Vegetationsboden besteht gewöhnlich aus Gesteinsbrocken von sehr verschiedener Grösse, zwischen denen eine feinkrümelige Grundmasse vorhanden ist; die letztere kann sandig, lehmig und mit humosen Splittern und Krümeln versehen sein; je reicher an thonigen und humosen Bestandtheilen der Boden ist, desto mehr nähert er sich in seiner Beziehung zum Wasser einem organischen quellungsfähigen Körper. Dass unsere gewöhnlichen Cultur- und Wiesenpflanzen auf einem Boden von diesen Eigenschaften nicht gedeihen, wenn seine sämmtlichen Zwischenräume mit Wasser

1) Das Wesentliche des Folgenden habe ich 1859 in der Abh. »Wurzelstudien« in den »Landwirthsch. Versuchsstationen« Heft 4. p. 1 ff. mitgetheilt.



erfüllt sind, ist bekannt, auf die Ursachen davon näher einzugehen, ist unnöthig, sie liegen vorzugsweise in dem dabei stattfindenden Luftmangel, und der durch die organischen Reste bewirkten Fäulniss; was uns hier interessirt, ist wesentlich die Thatsache, dass alles Wasser, was ein solcher Boden für gewöhnlich enthält, den Flächenkräften seiner festen Partikeln unterliegt (denn dass diess der Fall ist, zeigt der Umstand, dass das darin enthaltene Wasser nicht abfliesst, während ein Ueberschuss, der den Flächenkräften nicht mehr gehorcht, alsbald abrinnt) und dass eine sehr grosse Zahl von Pflanzenarten sich gerade auf einem solchen Boden wohl fühlen, dem sie das ihm adhärirende, von ihm festgehaltene Wasser erst entreissen müssen. Wenn ein gewisses Bodenvolumen im Stande ist, ein bestimmtes Wasserquantum durch Flächenanziehung festzuhalten, so ist es gewiss, dass die festhaltende Kraft um so grösser wird, je mehr der wirkliche Wassergehalt z. B. durch Verdunstung unter jene Capacität hinabsinkt, und um so grösser wird auch die Kraft der Pflanze sein müssen, um dem Boden dieses Wasser zu entziehen; während des grössten Theils ihrer Vegetationszeit sind aber die Trockenlandpflanzen in dieser Lage, denn der culturfähige Boden ist nur während des Regens und unmittelbar nachher mit Wasser gesättigt, während der Zwischenzeiten aber sinkt sein Wassergehalt oft tief unter seine Capacität hinab. Dass die Pflanzen aber dennoch im Stande sind, aus einem solchen Boden, der scheinbar trocken, zerreiblich ist und selbst unter heftigem Druck kein Wasser abfliessen lässt, Letzteres für ihren Bedarf noch aufzunehmen, zeigt die Thatsache, dass die Pflanzen in einem solchen Boden ihre Turgescenz, ihre Saftfülle bewahren, obgleich sie aus ihm den beständigen Transpirationsverlust zu decken haben. Sehr viele Pflanzen gedeihen nur dann, wenn während des grössten Theils ihrer Vegetationszeit der Boden weniger Wasser enthält, als er vermöge seiner Wassercapacität enthalten könnte; den Beweis dafür liefert u. a. die Beobachtung, dass die in porösen, durchlöcherten Töpfen cultivirten Pflanzen sich schlecht befinden, wenn man die Erde so oft begiesst, dass sie beständig mit Wasser gesättigt bleibt (ohne übersättigt zu werden); dagegen gedeihen sie, wenn man, wie eine alte Regel es vorschreibt, die Erde vor jedem neuen Begiessen stark austrocknen lässt; es gilt dies um so mehr, je humoser und thoniger der Boden ist. In einem mit Wasser n i c h t gesättigten Boden können die lufthaltigen Zwischenräume mit Wasserdampf gesättigt sein, und man könnte annehmen, dass die Wurzeln die Fähigkeit besässen, diesen Wasserdampf zu condensiren und so den Wasserbedarf der transpirirenden Pflanze zu decken. Obgleich es nicht unmöglich ist, dass der Wasserdampf) der Bodenzwischenräume zuweilen in feinen Tröpfchen (als Thau) auf den Wurzeloberflächen sich niederschlägt, so wird dies doch niemals hinreichen, die nöthige Wassermenge zu liefern; auch scheinen die Wurzeln nicht geeignet, Wasserdampf in sich aufzunehmen, da ich in der gen. Arbeit gezeigt habe, dass sie selbst in einem dampfgesättigten oder doch beinahe gesättigten Raume noch fortfahren Wasser auszudunsten, gleich den oberirdischen Theilen. Auch scheint es kaum nöthig, zu derartigen Hilfsmitteln zu greifen, wenn es darauf ankommt, die Art, wie die Wurzeln ihr Wasser aus einem Boden aufnehmen, der nur absorbirtes Wasser enthält, welches von den Flächenkräften des Bodens festgehalten ist, begreiflich zu finden. Gestützt auf leicht zu constatirende Thatsachen und zumal auf die Wahrnehmungen, welche sich an dem Boden der in gläsernen Gefässen vegetirenden Pflanzen

machen lassen, habe ich mir von dem fraglichen Vorgang folgende Vorstellung gebildet, zu deren Verdeutlichung Fig. 16 dienen mag. Es sei *e* die Epidermis

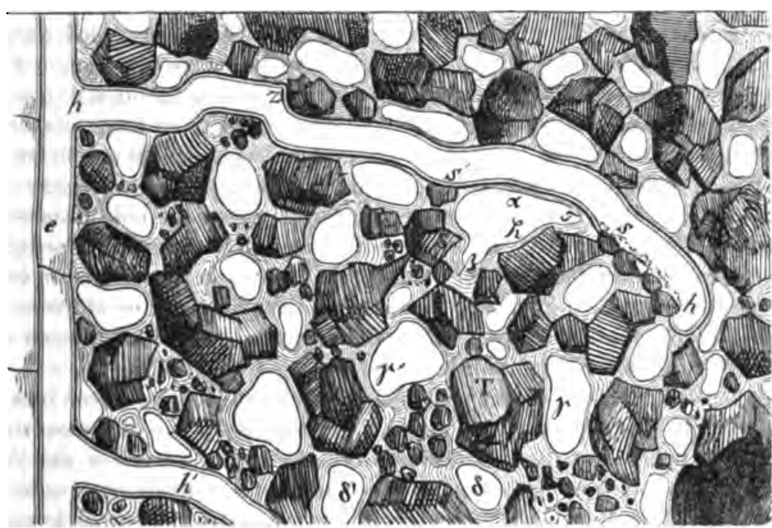


Fig. 16.

einer senkrecht abwärts gewachsenen Wurzel; aus einer Epidermiszelle ist das Wurzelhaar *hh* herausgestülpt und bei *z* und *s* mit einzelnen Bodenpartikeln verwachsen (s. unten). Die dunkelschraffirten Körper sind mikroskopisch kleine Bodentheilchen, zwischen denen sich die völlig weissen Luftlücken befinden. Jedes Bodenkörnchen ist mit einer dünnen Wasserschicht umhüllt, die von seinen Flächenkräften festgehalten wird; wo die Anziehungen benachbarter Bodentheile zusammenwirken (an den einspringenden Winkeln), bilden diese sonst dünnen Wasserschichten dickere Ansammlungen; diese Wassersphären sind in der Zeichnung durch geschwungene Linien angedeutet, z. B. bei β und γ. Auch die Oberfläche des Wurzelhaares ist z. B. bei α mit einer dünnen Wasserschicht bekleidet, seine quellungsfähige Wand von Flüssigkeit durchtränkt. Betrachten wir nun das Wurzelhaar für einen Augenblick als unthätig und im Boden solle überhaupt zunächst keine Störung stattfinden. Alsdann stehen sämmtliche Wassersphären der Bodentheilchen untereinander nicht nur in Berührung sondern auch in einem Gleichgewicht. Würde man z. B. die Wasserschicht bei γ wegnehmen, so wäre das Gleichgewicht in dem ganzen Systeme gestört, es würde von δ und β und anderen Stellen aus Wasser nach γ strömen, so lange bis die Adhäsionskräfte im Gleichgewicht sind. Nehmen wir nun an, das Wurzelhaar *hh* sauge vermöge der § 50 genannten Kräfte das Wasser α oder τ auf, dieses dringe durch die Haut ins Innere des Haares oder auch es bewege sich längs τ, α, S in der Substanz der Wandung selbst weiter, so wird die Oberfläche derselben bei α oder τ weniger Wasser haben, als ihrer Anziehungskraft entspricht; sie entzieht es der Stelle τ, diese nimmt sodann Wasser von β auf, und die Bewegung setzt sich nach γ, δ fort u. s. w. bis das moleculare Gleichgewicht aller Wassersphären wieder hergestellt ist: dabei werden diese sämmtlich dünner und der Boden als Ganzes trockener. Diese Austrocknung kann sich aber

nicht bloss in der unmittelbaren Nähe des Wurzelhaares geltend machen, sie ergreift vielmehr gleichzeitig die entfernteren Theile, indem bei der Aufsaugung durch das Wurzelhaar bei α oder τ eine beständige Strömung des adhärirenden Wassers von δ nach γ, β und α hin eintritt. Diese Annahme wird unterstützt durch die Wahrnehmung, dass die Erde grosser Glasgefässe, in denen Pflanzen vegetiren, nicht bloss in der unmittelbarsten Nähe der aufsaugenden Wurzeln austrocknet, sondern, soweit die Färbung der Erde es erkennen lässt, die Trockenheit gleichmässig in allen Theilen, auch entfernt von den Wurzeln zunimmt. Jene aus den Molecularkräften leicht ableitbare Bewegung des Wassers an den Bodenoberflächen hin, beschränkt sich daher nicht bloss auf mikroskopische Distanzen. Jedes Wurzelhaar für sich wird zum Centrum einer allseitig gegen dasselbe gerichteten Strömung, für die mit Tausenden von Wurzelhaaren bedeckte Oberfläche eines kleinen Wurzelstückchens resultirt daraus eine ähnliche Bewegung, welche die Wassertheilchen des Bodens vorzugsweise radial gegen die Axe der Wurzel von allen Seiten hinführt.

Denken wir uns die Wasserhülle eines Bodenstückchens ihrer Dicke nach in mehrere sehr dünne Schichten a, b, c....n zerlegt, so dass n die äusserste, a die das Bodentheilchen unmittelbar berührende ist; alsdann werden die Wassermoleküle der Elementarschicht a mit einem Maximum von Kraft angezogen, in den progressiv weiter entfernten Schichten b, c u. s. w. wird diese Anziehung immer geringer und stellt n die äusserste Schicht vor, wenn der Boden eben mit Wasser gesättigt ist, so ist in ihr die moleculare Anziehung eben nur so gross, um das Wasser am Abtropfen zu hindern. Im zuletzt angenommenen Falle wird bei einer an α oder τ stattfindenden Einsaugung von Wasser vorzugsweise die äusserste Schicht der Wassersphären bei β, γ, δ in Bewegung gerathen, um das gestörte Gleichgewicht des ganzen Systems herzustellen und nach α und τ hinfliessen, weil diese äusserste Elementarschicht die am wenigsten festgehaltene, also die am leichtesten zu bewegende ist. — Jemehr Wasser das Haar bereits aufgenommen hat, desto dünner sind die Wassersphären des ganzen Systems, desto grösser die Kraft, womit die nun äusserste Elementarschicht (z. B. c) festgehalten wird, desto grösser müssen die Kräfte sein, welche das Wasser in die Wand des Haares hineinsaugen und desto schwieriger und langsamer wird sich eine Störung von α aus bis β, γ, δ fortpflanzen. Es kann endlich ein Zustand der Wasserhüllen eintreten, wobei deren sämmtliche Elementarschichten von den Bodentheilchen so fest gehalten werden, dass kein Wasser mehr in die Wand des Wurzelhaares eintritt. Dabei kann die Oberfläche desselben möglicherweise noch mit einer sehr dünnen Flüssigkeitsschicht bekleidet sein, die wohl keinem imbibirten Körper fehlt. Steht nun die Wurzel mit einem oberirdischen belaubten Stamme in Verbindung, so wird die Transpiration dieser Organe nach wie vor Wasser aus der Pflanze entfernen, dieser Verlust kann aber unter den angegebenen Umständen nicht mehr durch Aufsaugung seiten der Wurzel ausgeglichen werden; das Innere der Pflanze wird wasserarm, die nicht mehr hinreichend gespannten Zellen erschlaffen, die Blätter welken. — Umgekehrt wird man aber auch unter gewissen Umständen aus dem Welken der Blätter und aus dem bekannten Wassergehalt des Bodens, bei welchem jenes eintritt, auf den Zustand schliessen können, welcher das Gleichgewicht zwischen der Saugung der Wurzel und den Adhäsionskräften des Bodens, bezeichnet. Ich habe in einigen Fäl-

len versucht[1]), den procentischen Wassergehalt des Bodens zu bestimmen, wenn die darin eingewurzelten Tabakpflanzen nicht mehr im Stande waren, ihm das Minimum von Wasser zu entziehen; dies findet dann statt, wenn die Blätter in einer feuchten Atmosphäre selbst bei Nacht noch welken, wo also der Transpirationsverlust sehr gering und der durch die Wurzeln zu liefernde Ersatz ein Minimum ist; wird auch dieses von den Wurzeln nicht mehr geliefert, so ist ungefähr das Gleichgewicht eingetreten zwischen der Saugkraft der Wurzeloberfläche und der Absorptionskraft des Bodens für Wasser. Die Ausführung derartiger Bestimmungen kann ihrer ganzen Natur nach nicht sehr genau sein und so sollen die folgenden Zahlen auch nur eine bestimmtere Vorstellung der geschilderten Verhältnisse liefern. Unter genannten Umständen fing eine junge Tabakpflanze zu welken an, als der aus Sand und schwarzem Buchenhumus gemengte Boden (im Zimmer) noch 12,3 p. Ct. seines bei 100° C. bestimmten Trockengewichts an Wasser enthielt. Dieser Boden konnte aber, bei 100° C. getrocknet, 46 p. Ct. seines Gewichts an Wasser durch Adhäsion festhalten. Mithin waren von dem möglichen Wassergehalt dieses Bodens nur 46—12,3=33,7 p. Ct. Wasser für die Tabakpflanze disponibel; die noch vorhandenen 12,3 p. Ct. des imbibirten Wassers waren so fest gehalten, dass die Wurzel sie nicht mehr aufzunehmen vermochte.

Eine andere fast gleiche, neben jener stehende Tabakpflanze wurde in einer regnerischen Nacht (im Zimmer) welk, als der Lehmboden in der Umgebung ihrer Wurzeln noch 8 p. Ct. Wasser enthielt; 100 Gramm dieses Lehms konnten aber 52,1 Grmm. Wasser durch Adhäsion oder Absorption festhalten; demnach giebt dieser mit Wasser gesättigte Boden nur 52,1—8=44,1 seines Wassers an die Pflanze ab.

Unter gleichen Verhältnissen welkte eine dritte Tabakpflanze, deren Wurzeln sich in grobkörnigem Quarzsande befanden, welcher auf 100 Theile seines Gewichts noch 1,5 Wasser enthielt. Dieser Sand, bei 100° C. getrocknet, konnte aber 20,8 p. Ct. Wasser festhalten; demnach war für die Pflanze nach stattgefundener Sättigung des Bodens im Ganzen 20,8—1,5=19,3 p. Ct. Wasser disponibel.

Je grösser die Adhäsion der letzten Wasserreste an den Bodentheilchen ist, desto grösser wird auch der Wassergehalt des Bodens zu der Zeit sein, wo die Wurzel nicht mehr im Stande ist, ihm Wasser zu entziehen; der humose Boden enthielt zu dieser Zeit noch 12,3 p. Ct., der Lehm noch 8 pCt., der Sand nur noch 1,5 pCt. Da das Welken erst bei Eintritt dieser Wasserarmuth des Bodens eintrat, so zeigen diese Beispiele zugleich, dass die Tabakwurzeln dem Boden so lange noch, wenigstens kleine Wassermengen entziehen, bis der Boden lufttrocken geworden ist, denn die genannten Wassergehalte entsprechen ungefähr dem lufttrockenen Zustande der betreffenden Bodenarten und diese Versuche zeigen zugleich, dass eine Pflanze dem Boden selbst dann noch Wasser entzieht, wenn man nicht mehr im Stande ist, durch Druck Wasser aus ihm herauszupressen. — Zu einem ähnlichen Resultat führt folgender Versuch[2]): »Ich liess eine in lehmiger Ackererde in einem porösen irdenen Blumentopf erwachsene Pflanze von Phaseolus multiflorus mit 3 Blättern so lange unbegossen stehen, bis

1) »Landw. Vers. Stat.« Bd. I. p. 284.
2) a. a. O. p. 236.



der Boden lufttrocken war und die Blätter zu welken anfingen. Der Boden eines sehr geräumigen Glasgefässes wurde sodann mit Wasser einige Linien hoch bedeckt, in die Mitte desselben ein umgekehrtes Becherglas gestellt auf dessen nach oben gekehrten Boden der Blumentopf gestellt wurde. Ein halbirter Glasdeckel verschloss endlich die Oeffnung des grossen Gefässes so, dass durch ein centrales Loch des Deckels der Stengel der Pflanze heraustrat und in der Luft des Zimmers die Blätter sich ausbreiteten. Der die Erde und Wurzeln enthaltende Blumentopf war in dem grossen Glasgefäss von einer beinahe beständig mit Dampf gesättigten Luft umgeben. Es kam nun darauf an, ob der Boden so viel Wasserdampf condensiren würde, um den Wurzeln so viel Wasser zuzuführen als die Blätter in die Luft hinaushauchten. Das geschah in der That, denn die schon gewelkten Blätter wurden nicht nur wieder frisch, sondern sie blieben binnen 2 Monaten (Juni und Juli) turgescent, ohne jemals zu welken. Obwohl der Boden beständig trocken aussah und sein Wasser nur durch Condensation des umgebendes Wasserdampfes gewann, konnten ihm die Wurzeln dennoch die allerdings nicht sehr grosse Menge des der Pflanze nöthigen Wassers entziehen. Doch war die so in die Pflanze gelangende Wassermenge nicht hinreichend zur Entfaltung neuer Organe, die Pflanze bildete kein neues Blatt. Ein ähnliches doch minder günstiges Resultat lieferte der gleiche Versuch mit einer dreiblättrigen Tabakpflanze, welche in Buchenhumus stand.

Wenn nun die Wurzeln der Trockenlandpflanzen die Fähigkeit besitzen das ihnen nöthige Wasser den Adhäsionskräften des Bodens zu entziehen, so sind sie dabei in der günstigen Lage, dass ihre Oberflächen zugleich mit der Luft, welche sich in den Bodenräumen bewegt, in unmittelbare Berührung kommen. Wenn dagegen die im freien Wasser selbst sich ausbreitenden Wurzeln ihren Wasserbedarf ohne weiteres Hinderniss aufnehmen können, so sind sie zugleich gezwungen den zur ihrer Athmung nöthigen Sauerstoff aus diesem Wasser einzunehmen. Es ist möglich, dass die Wurzeln, zumal die Oberflächen derselben, welche unter so verschiedenen Verhältnissen leben, durch entsprechende Unterschiede ihrer Organisation dazu befähigt sind. Es ist indessen nach dem vorliegenden Beobachtungsmaterial kaum möglich, zu bestimmen, in wie weit die wirklich zu beobachtenden Unterschiede der Ausbildung in Wasser und in Erde gewachsener Wurzeln, auf den genannten Verhältnissen beruhen, da sich jederzeit noch ein drittes Moment, der entweder gelöste oder absorbirte Zustand der die Wurzeln umgebenden Nährstoffe und rein mechanische Verhältnisse geltend machen.

Um den Einfluss kennen zu lernen, den die Berührung des Wassers oder der Erde auf die Ausbildung der Wurzel geltend macht, ist es nöthig, die Wurzeln derselben Pflanze unter diesen verschiedenen Umständen zu beobachten. Die in dieser Richtung bisher gemachten Untersuchungen gewähren aber noch keine tiefere Einsicht, vor Allem gelingt es noch nicht, die einzelnen sehr verschiedenen Erscheinungen und ihre entsprechenden Ursachen zu trennen; Manches von dem, was ich hier zusammenstelle, könnte daher möglicherweise besser und passender in einem anderen Capitel abgehandelt werden.

Die auffallende Habitusveränderung, welche die Wurzeln von Bäumen oder landwirthschaftlichen Culturpflanzen erfahren, wenn sie aus der Erde hervor in Wasserbassins, Drainröhren, Brunnen u. s. w. fortwachsen, ist im Allgemeinen bekannt; es scheint vorzugsweise eine starke Verlängerung bei geringer Verholzung diesen Habitus zu bedingen, doch fehlt es an genauerer Untersuchung. Dass die Beleuchtung hierbei nicht das Maasgebende ist, zei-

gen die Fälle, wo die Wurzeln aus der Erde unmittelbar in unterirdische Wasserräume (Drainröhren) hineinwachsen; fraglich ist es aber, ob die mangelnde Berührung mit dem festen Boden, ob der geringere Luftzutritt, der Mangel oder das Vorhandensein gewisser gelöster Stoffe die Ursache ist. — Wenn die ungetheilten Luftwurzeln der Selaginellen in den Boden eindringen, so pflegen sie sich alsbald vielfach zu dichotomiren, ähnlich verzweigen sich die aus den höheren Knoten der Maispflanze hinabwachsenden Wurzeln erst bei ihrem Eintritt in den Boden; in diesen und vielen anderen Fällen ist es fraglich, ob die Finsterniss im Boden, seine Feuchtigkeit, seine Nährstoffe, sein blosser mechanischer Widerstand oder ob alle diese Verhältnisse zusammenwirken. Nach Chatin[1]) sollen die Luftwurzeln der Orchideen an den Stellen, wo sie einen festen Körper berühren, eine Menge Haare entwickeln und dasselbe geschehe zuweilen, wenn sie in die Erde eindringen. »Haben sich Luftwurzeln in der Erde entwickelt, wie bei Vanilla oder noch besser im Wasser und man bringt sie in die Luft, so sterben sie sehr schnell« — »kommen Luftwurzeln in Erde oder Wasser, (so nehmen sie letzteres sehr langsam auf und sterben ab.« — Ich habe 1859 darauf hingewiesen[2]), dass die Wurzeln der Landpflanzen sich dem Medium, in welchem sie vegetiren und aus welchem sie ihre Nährstoffe aufnehmen, zu accommodiren scheinen, indem ich damit die veränderte Form der Blätter amphibischer Pflanzen, je nachdem sie untergetaucht sind oder schwimmen, oder in die Luft ragen, verglich. »Wenn man stark transpirirende Pflanzen im Wasser hat keimen und weiter wachsen lassen, z. B. Bohnen, Kürbisse, bis sie einige grosse Blätter gebildet haben, und man setzt sie alsdann mit den Wurzeln sorgfältig in die Erde, so haben die Wurzeln nicht die Fähigkeit, hinreichendes Wasser aus dem Boden aufzunehmen; während eine nebenstehende Pflanze derselben Art, im selben Alter, welche im Boden selbst gekeimt hat, völlig frisch bleibt, also ebensoviel Wasser durch die Wurzeln aufnimmt, als durch die Blätter ausdünstet, welken die Blätter der aus dem Wasser in den Boden gesetzten Pflanze bei demselben Feuchtigkeitsgrad des Bodens; sie erholen sich jedoch sehr schnell, wenn man den Boden oft von Neuem sättigt, und nach längerer Zeit hört das Welken ganz auf, die Pflanzen verhalten sich dann, als ob sie im Boden gekeimt hätten. Es scheint, dass die im Wasser entstandenen Wurzeln nicht die Fähigkeit haben, das hygroskopisch festgehaltene Bodenwasser rasch an sich zu ziehen, dass sie flüssiges Wasser im Boden vorfinden müssen, um es aufnehmen zu können; später entstehen dann neue Wurzeln im Boden, welche diese Fähigkeit besitzen, und dann vertragen auch solche Pflanzen einen trockenen Boden.« Mit diesen Angaben stimmt vollkommen, was Knop später[3]) fand, dass eine anfangs in mässiger Lösung erzogene, dann in Erde gesetzte Maispflanze fortwuchs, und dass die im Wasser entstandenen Wurzeln innerhalb der Erde sich verlängerten und verzweigten; dadurch wird nur bewiesen, dass die wachsende Wurzelspitze lebensfähig blieb und neue Längenzuwachse wie auch neue Nebenwurzeln trieb, welche für den Boden accommodirt waren; darüber aber, ob die im Wasser erwachsenen älteren Wurzelstücke im Boden wie in ihrem passenden Medium fungirten, sagt sein Versuch nichts; die betreffenden im Wasser entwickelten Wurzeltheile konnten sehr wohl Neubildungen produciren, ohne selbst an der Nährstoffaufnahme aus dem Boden sich zu betheiligen. (Im Boden entwickelte ältere Wurzelstücke, die sich mit Periderm überziehen, hören auf Nährstoffe aus dem Boden aufzunehmen, dennoch treibt ihre Spitze fort und Nebenwurzeln bilden sich, welche die Nahrungsaufnahme fortsetzen.) Der von Knop aufgestellte Satz (p. 99 a. a. O.) »dass die Wasserwurzel in eine Landwurzel sich umwandelt, sobald die Pflanze in den Boden gebracht wird« ist daher zweideutig und in dieser allgemeinen Form

1) Bot. Zeitg. 1858. p. 133. 134.

2) »Landw. Versuchsstationen.« Bd. II. p. 13 ff.

3) »Landw. Vers. Stat.« 13. Heft. p. 97. Knop sagt: »So viel mir bekannt ist, wurde bisher noch nicht geprüft, ob die Wasserwurzel in eine Landwurzel sich umwandeln lässt u. s. w.« Meine betreffende Abhandlung war ihm aber bekannt, da er sie zum Gegenstand unpassender Angriffe gemacht hat.



durch seinen Versuch nicht bewiesen. — Uebrigens ist es gewiss, dass das von mir erhaltene Resultat weniger auf einer unpassenden Accommodation der in Wasser erwachsenen Wurzeln für den Boden, als vielmehr auf einem wesentlich anderen Umstand beruht; bei dem sorgfältigsten Einsetzen der in Wasser entwickelten Wurzeln in Erde werden Tausende von Wurzelhaaren geknickt, viele gewiss verletzt, und die etwa gesund bleibenden kommen nicht in hinreichende Berührung mit den Bodentheilen; wie ich unten zeigen werde, sind die im Boden selbst gebildeten Wurzelhaare mit den Theilen desselben innig verwachsen, was sich durch blosses Einsetzen in Erde nicht nachahmen lässt; jene oben von mir beschriebene Functionsstörung kann bis auf Weiteres diesem Umstand zugeschrieben werden. A. a. O. sagte ich ferner: »Wenn man beliebige Samen in Erde, Sand, Sägespähnen keimen lässt und man setzt sie dann in Wasser, sobald die Hauptwurzel nur etwa ihre halbe Länge erreicht hat, so wächst dann die Wurzel im Wasser ungestört weiter. Lässt man dagegen die Keimpflanzen im Boden, im Sande, in den Sägespähnen so lange wachsen, bis die Nebenwurzeln der ersten oder zweiten Ordnung sich ausgebildet haben. und man bringt sie dann in Wasser, so gehen diese Wurzeln jedesmal ein, sie nehmen zwar Wasser auf und die Blätter welken nicht, die Wurzeln selbst aber desorganisiren sich langsam; unterdessen entstehen dann am Wurzelhals neue Wurzeln mit überraschender Geschwindigkeit, welche nun den Dienst übernehmen. Die Wurzeln, welche längere Zeit hindurch mit hygroskopischen Körpern in Berührung waren, verlieren also die Fähigkeit, im fliessenden Wasser zu existiren, und die im Wasser selbst entstandenen Wurzeln können normal im Wasser functioniren. Dies Alles gilt jedoch nur von den mit Wurzelhaaren überzogenen Wurzeltheilen; die alten Wurzeln, welche keine Wurzelhaare mehr haben, und welche sich an der Wasseraufnahme nur wenig betheiligen, vertragen ohne Schaden einen Wechsel des Mediums. Runkelrüben z. B. mit der Wurzelspitze in Wasser gestellt, treiben zahlreiche Wurzeln in dasselbe, ohne dass die früher in Erde befindlichen Theile verderben.« Ich glaubte damals in den geschilderten Thatsachen einen Beweis für die Accommodation der Wurzeln sehen zu dürfen, glaube aber jetzt die Ursache dieser Erscheinungen anders auffassen zu müssen; ein genaueres mikroskopisches Studium der Wurzeln hat mich zu der Ueberzeugung geführt, dass es absolut unmöglich ist, Wurzeln von dem Boden zu befreien, ohne ihre Wurzelhaare zu zerreissen, da dieselben mit dem Boden innig verwachsen sind; reinigt man eine im Boden erwachsene Wurzel durch noch so vorsichtiges Abspülen in Wasser, so findet man immer zahlreiche Wurzelhaare zerrissen; all diese unzähligen Wunden der Wurzel müssen dieselbe merklich beschädigen. Da die jungen zuerst erwähnten Wurzeln nur am älteren Theil mit Wurzelhaaren besetzt sind, so ist die Beschädigung geringer, der untere Theil welcher rasch weiter wächst, bildet dann im Wasser neue unverletzte Haare, die Wurzel lebt fort. Ist die Wurzel schon älter, mit Nebenwurzeln besetzt, hat sie ihre definitiven Längen erreicht, so hat sie sich auch schon im Boden an allen Theilen mit Wurzelhaaren bedeckt, bei dem Abspülen wird daher die gesammte Oberfläche mit mikroskopisch kleinen Wunden bedeckt, in dem die Haare zerreissen. Die dicken rübenförmigenWurzeln haben überhaupt keine Wurzelhaare, sondern sind mit einer glatten Schale überzogen; bei ihnen kommt die Oberfläche also unbeschädigt ins Wasser[1]. Dass auch die

---

1) Knop (Landw. Vers. Stat. 1863. Heft 13. p. 97) sagt, ohne Anführung der Literatur: »Ich bin jetzt überzeugt davon, dass man die Fähigkeit gewisser Pflanzen, in wässerigen Lösungen fortzukommen, einem besonderen Vermögen, jenes Wasserwurzelsystem erzeugen zu können, zuschreiben muss, und dass die Culturen in Lösungen bei Landpflanzen, denen dies Vermögen abgeht, niemals gelingen werden. Die Landwurzel verträgt nicht einmal den Abschluss der Luft durch das Wasser (was nicht bewiesen ist) und noch viel weniger ernährt sie die Landpflanze, denn sie verwandelt sich nimmermehr in eine Wasserwurzel.« Wie steht es nun mit den aus dem Boden in Drainröhren u. s. w. hineingewachsenen Wurzeln? und welches sind denn die Landpflanzen, denen das Vermögen »Wasserwurzeln« zu bilden mangelt?



jüngeren Theile solcher Wurzeln, deren ältere Stücke im Boden erwachsen sind, in's Wasser hineinwachsen und, wenn auch mit abnormem Habitus darin weiter leben können, wurde schon gesagt. — Wenn man dagegen Wurzeln sorgfältig aus einem humosen Boden nimmt und nur so viel abschüttelt, als leicht abfällt, so behalten sie eine Hülle von humosen Bodentheilen, welche sämmtlich mit Wurzelhaaren verwachsen sind; stellt man die Pflanze so in's Wasser, so bleiben die Haare der Wurzel wohl unzerrissen, aber die humosen Stücke, mit denen sie verwachsen sind, faulen und ziehen die Wurzeloberfläche mit in die Fäulniss hinein. In reinem Sand erwachsene mit Wurzelhaaren bedeckte Wurzeln leben im Wasser lange unbeschädigt weiter, wenn man den Sand, der von den Wurzelhaaren festgehalten wird, daran lässt, und sich hütet die Wurzeln zu knicken, was leicht geschieht. Der von mir adoptirten Erklärungsweise dieser Erscheinungen hat sich schon Nobbe genähert, ohne indessen auf das Zerreissen der Wurzelhaare Gewicht zu legen. Mit Recht erinnert er daran, dass die Wurzeln bei dem Versetzen aus Erde in Erde häufig genug zu Grunde gehen, und ich zweifle nicht, dass auch hier das unvermeidliche Zerreissen der Wurzelhaare, das Abreissen und Knicken seiner Nebenwurzeln eine der Hauptursachen sein wird. Leicht versetzbare Pflanzen sind solche, die rasch neue Wurzeln im neuen Boden bilden und mit diesem durch neue Wurzelhaare verwachsen. Nobbe[1]) kam nach einer sorgfältigen Untersuchung und Vergleichung der im Wasser und im Boden erwachsenen Buchweizenwurzeln zu dem Schluss, »dass die anatomischen und morphologischen Differenzen ausreichend sind, die Annahme von »Wasserwurzeln« und »Luftwurzeln« (nämlich bei Landpflanzen) als mit widerstreitenden Functionen begabter Organe zu begründen, ist eine Frage, welche wir glauben verneinen zu müssen.« Obwohl man nach dem Allen noch nicht sagen kann, ob die im Wasser und die im Boden erwachsenen Wurzeln derselben Landpflanze wirklich verschieden organisirt sind oder nicht, ist doch zunächst festzuhalten, dass Knop's Ausdruck: Wasserwurzeln in dem von ihm angenommenen Sinne eines reellen Objectes noch entbehrt, dass es folglich auch eine blosse Redensart ist, von einer »Verwandlung der Landpflanze in eine Wasserpflanze« (mit specieller Beziehung auf den Mais) zu sprechen.

Gegenüber der Ungewissheit, in welcher wir uns gegenwärtig über die möglicherweise stattfindende Accommodation der Wurzeln für verschiedene sie umgebende Medien befinden, ist es dagegen gewiss, dass innerhalb des Wassers die Wurzeln sich anders ausbilden, wenn sie mehr oder weniger Nährstoffe darin vorfinden, und dass innerhalb des Bodens habituelle Verschiedenheiten der Bewurzelung eintreten, wenn diese in Schichten von verschiedener Lockerheit und von verschiedenem Nahrungsgehalt eindringen. Ersteres habe ich in meiner citirten Abhandlung 1859 beschrieben, seit jener Zeit aber nicht weiter verfolgt; ich zeigte, dass bei gleicher relativer Zusammensetzung der Nährstofflösung die Wurzeln um so kürzer bleiben, je concentrirter diese ist (am längsten werden sie in destillirtem Wasser), wenn man gleichaltrige Pflanzen vergleicht; Nobbe scheint meine Angabe bestätigt gefunden zu haben. Der Letztere zeigte[2]), dass in demselben Boden die habituelle Ausbildung des Wurzelsystems sich ändert, je nach der Quantität der absorbirten Nährstoffe, welche die Wurzeln an verschiedenen Stellen des Bodens vorfinden. Er liess Mais in cylindrischen Gefässen wachsen, welche mit einem nahrungsarmen aber an sich gleichartigen Boden gefüllt waren. Vor der Einfüllung war ein Theil der Erde mit verschiedenen Salzen (phosphorsaurem Kalk, Bittersalz, Pottasche, kieselsaurem Natron, oder mit phosphorsaurem Kali, Kalksalpeter, schwefelsaurem Ammoniak) innig gemengt worden, derart, dass man darauf rechnen konnte, es würden verschiedene Säuren und Basen des Gemenges durch die Absorptionskraft des Bodens festgehalten werden. Dieser mit absorbirten Nährstoffen versehene Boden wurde in die Gefässe so eingebracht, dass er eine Querschicht am Boden derselben, oder in mittlerer Höhe, oder so, dass er einen Cylindermantel oder einen Axencylinder darstellte, während

1) Ibid. p. 121.
2) »Landw. Vers. Stat.« 1862. Heft 11. p. 217.

der übrige Raum mit nicht präparirter Erde erfüllt wurde. Es zeigte sich nun, dass nach vollendeter Vegetation die Wurzelsysteme den ganzen Bodenraum durchwachsen hatten, dass aber in den mit absorbirten Nährstoffen versehenen Schichten die Verzweigung eine auffallend zahlreichere war, als sonst. Nobbe schreibt dies einem »directen chemischen Reize« zu, den die absorbirten Nährstoffe von aussen her auf die Neubildung von Nebenwurzeln ausübten. — Bei einem von Herrn Dr. Thiel ausgeführten Versuche wuchsen in einem Glascylinder von 2 Fuss Höhe und 8 Zoll Weite Maispflanzen, deren Wurzeln erst gute trockene Erde, dann groben Sand, dann wieder Erde durchsetzen mussten. Oberhalb und unterhalb des Sandes war die Verzweigung reichlicher als in diesem, den die Wurzeln in dünnen und nicht sehr zahlreichen Strängen durchsetzten. Die sorgfältigen Ausgrabungen der Wurzeln verschiedener Culturpflanzen, welche der Genannte 1864 ausführte, zeigte allgemein, dass die Bewurzelung in der lockeren Oberkrume des Bodens eine bei weitem reichhaltigere, die Verzweigung der Wurzel eine zahlreichere ist, als in dem lehmigen, nicht gelockerten, sonst fruchtbaren Untergrunde, der nur von dünnen Wurzelsträngen mit wenigen Verzweigungen durchsetzt wird.

§ 52[b]. Der mit thonigen, kalkigen und humosen Theilen versehene Vegetationsboden hat die Eigenschaft, aus wässerigen Auflösungen von Pflanzennährstoffen ein gewisses Quantum der einzelnen Säuren und Basen, zumal der Phosphorsäure und Kieselsäure, des Kalis und Ammoniaks, in sich aufzunehmen und dieselben festzuhalten, derart, dass das durch den Boden hindurchfiltrirende Wasser nicht oder nur zum Theil im Stande ist, diese absorbirten Substanzen wieder aufzulösen. Je nach der Natur des Bodens und der des betreffenden absorbirten Stoffes kann diese Absorption dadurch stattfinden, dass die betreffende Säure oder Base mit Bestandtheilen der Bodenpartikel sich chemisch verbindet oder so, dass durch Molecularkräfte die gelösten Moleclüle auf der Oberfläche der Bodentheilchen festgehalten werden, ohne dass dabei eine Zersetzung stattfände. Es ist gegenwärtig noch nicht möglich, nach den vorliegenden Untersuchungen mit Bestimmtheit anzugeben, welcher dieser beiden Vorgänge in jedem besonderen Falle eintritt; wahrscheinlich wirken gewöhnlich beiderlei Ursachen zusammen, um die aufgelösten Substanzen bei ihrem Durchgang durch den Boden an den Oberflächen seiner Theilchen festzuhalten; auch dann, wenn die Absorption mit Zersetzungen verbunden ist, wird das Product derselben sich zunächst auf der Oberfläche der Bodenstücken anlagern. Wir wollen hier nicht die praktisch wichtige Frage behandeln, ob in manchen Fällen ausser diesen absorbirten Stoffen noch eine hinreichende Menge wirklich gelöster in dem Bodenwasser vorhanden sein kann, um die Pflanze vollkommen zu versorgen, wir brauchen hier auch nicht darauf einzugehen, ob einzelne Salze sich für gewöhnlich den Absorptionskräften soweit entziehen, dass sie als Lösung in den oben beschriebenen Wasserhüllen des Bodens sich vorfinden und von den Wurzeln aus diesen aufgesogen werden. Es soll hier vielmehr nur die theoretisch wichtige Thatsache in's Auge gefasst werden, dass in vielen Fällen, und zumal in solchen die sich künstlich herstellen lassen, absolut unentbehrliche Pflanzennährstoffe im Boden mit Kräften festgehalten werden, welche sie der auflösenden Wirkung des durchfiltrirenden Wassers entziehen. Mögen diese Kräfte sein, welcher Art sie wollen, jedenfalls muss die Wurzel einer in solchem Boden wachsenden Pflanze die Fähigkeit besitzen, diese Kräfte zu überwinden, die ihr unentbehrlichen Stoffe den Absorptionskräften zu entreissen und sie, trotz ihrer Unlöslichkeit in der gegebenen Wassermenge, in sich aufzunehmen. Ohne die hier vorlie-

genden schwierigen Probleme der Molecularphysik lösen zu wollen, können wir, zum Zweck einer klareren Vorstellung, uns den allgemeinsten Fall derart denken, dass ein Theil der Nährstoffe in den Wasserhüllen der Bodentheilchen wirklich gelöst ist, aber auch zugleich der Adhäsion der letzteren unterliegt, und eben deshalb durch Wasser nicht ausgewaschen werden kann, dass dagegen ein zweiter Theil der Nährstoffe als unendlich dünne aber feste Kruste die Oberfläche der Bodentheilchen überzieht, wir können einstweilen annehmen, die Molecüle dieser Stoffe würden von den Bodentheilchen so stark angezogen, dass sie ihrem Streben, in der dünnen sie umhüllenden Wasserschicht sich zu lösen nicht nachgeben können; ein dritter Theil der Nährstoffe, welche die Pflanze benutzen kann, ist endlich in Form krystallisirter Körner, Splitter oder grösserer krystallinischer Aggregate vorhanden, welche den sandigen Theil des Bodens bilden; die Molecüle dieser Stoffe sind durch Krystallisationskräfte zusammengehalten, und wenn die Wurzel etwas von ihnen aufnehmen soll, so muss sie diese zunächst überwinden. Fragen wir nun nach den Kräften, welche die Wurzel ihrerseits geltend machen kann, um die ihre Nährstoffe festhaltenden Kräfte zu überwältigen, so bieten sich etwa folgende Möglichkeiten: Zur Aufnahme der in den Wasserhüllen der Bodentheilchen gelösten Molecüle wird es hinreichen, wenn die Wurzeloberfläche die gewöhnlichen Diffusionskräfte geltend macht[1], als ob sie von einer wässerigen Lösung umspült wäre, nur werden diese Kräfte, wie wir sie in § 50 kennen lernten, mit einer hinreichenden Intensität auftreten müssen, um die Anziehung, welche das Bodentheilchen auf die Wasserhülle und die darin gelösten Molecüle übt, zu überwinden. Die in den Wasserhüllen gelösten Stoffe werden gleich den Wasserhüllen selbst zunächst da, wo sie mit den Wurzelhaaren in Berührung stehen, (Fig. 16) aufgenommen, das so gestörte moleculare Gleichgewicht wird dann ausgeglichen, indem die entfernteren Wasserhüllen sammt den in ihnen gelösten Molecülen nach dem Störungsorte hin sich bewegen; es ist bei Betrachtung unserer Fig. 16 auch denkbar, dass die Wasserhüllen, wenn die Pflanze kein Wasser aufnimmt (nicht transpirirt), in völliger Ruhe bleiben, dass aber die darin gelösten Molecüle sich nach dem Wurzelhaar hin bewegen. Denken wir uns, es sei in den Wasserhüllen, Fig. 16, überall eine Anzahl Gypsmolecüle aufgelöst; dieselben können bei α in die Haut des Wurzelhaares *hh* eintreten und fortgeführt werden; dadurch wird in dem Wasser bei α das moleculare Gleichgewicht der Lösung gestört, das Wasser bei α entzieht dem Wasser bei β, dieses dem bei γ u. s. w. einige Gypsmolekeln, es entsteht ein Diffusionsstrom dieser letzteren innerhalb der ruhenden Wassersphären.

Kommt es aber darauf an, diejenigen Stoffmolecüle aufzunehmen, welche auf der Oberfläche der Bodentheilchen als Niederschlag einen feinen Ueberzug ungelöster Substanz bilden, so werden die gewöhnlichen Diffusionskräfte nicht mehr hinreichen, sie in's Wurzelhaar einzuführen. Hier bietet sich nun zunächst

---

1) Sollte unsere Fig. 16 einen humosen Boden vorstellen, so hätte man sich die Stücke *N, S, T, z, δ* u. s. w. selbst noch wieder als poröse Systeme zu denken, in deren Inneren ebenso wie in der Zellhaut das Wasser und die gelösten Stoffe durch Imbibitionskräfte festgehalten werden. Der Einfachheit wegen ist dieser Fall im Text ausgeschlossen, da er auf Grund der angenommenen Verhältnisse und der bekannten Diffusionserscheinungen sich leicht im Allgemeinen weiter ausführen lässt, im Speciellen aber die Daten zu einer theoretischen Betrachtung fehlen.

die Möglichkeit, dass das Wurzelhaar unserer Fig. 16 beständig Kohlensäure ausscheidet, welche nicht nur als Gas die Lufträume (weisse Stellen der Figur) erfüllt, sondern auch im Wasser der Wasserhüllen sich auflöst; diese Kohlensäure kann gewisse Stoffe, auf die es hier ankommt, und welche in Wasser unter den gegebenen Umständen nicht löslich sind, zur Auflösung bringen. Wäre z. B. das Bodenstückchen *S* mit einem feinen Ueberzug von phosphorsaurem Kalk versehen (oder bestände es selbst aus solchem), so würde die in der Wasserschicht $\alpha\ \beta$ gelöste Kohlensäure das Salz löslich machen, die Molecüle desselben würden in der Wasserschicht $\alpha\ \beta$ sich vertheilen und bei α aufgenommen werden können; dasselbe könnte an dem Bodenstückchen *T* geschehen. Es is aber noch ein zweiter Fall für die Aufnahme möglich, und dieser findet zweifellos wirklich statt. Die Bodentheilchen *S* und *Z* sind mit dem Wurzelhaar innig verwachsen. Als der Zellschlauch von der Epidermis *e* aus durch die Bodenlücken sich Bahn brach, legte sich die noch in Wachsthum begriffene Haut desselben erst an das Stückchen bei *Z* und zwar so dicht an, dass sie alle Vertiefungen und Unebenheiten desselben füllte, so dass eine so zu sagen[1]) unmittelbare Berührung des Hautstückes mit dem Bodenstück eintrat; dasselbe fand später, als die Haarspitze weiter wuchs, bei *S* statt. Der Zusammenhang dieser Bodenstücke mit der Haut ist so fest, dass sie auf keine Art ohne Zerreissung der letzteren davon getrennt werden können. Ist nun die Haut des Wurzelhaares mit einer Säure durchtränkt, wie das gewöhnlich der Fall ist, so ist auch die äussere Seite der Haut mit einer unendlich dünnen Schicht dieser Säure überzogen; da aber die äussere Schicht der Haut sich dem Bodenstückchen so dicht angelegt hat, als irgend möglich, so wird die Säure der äusseren Hautschicht sogleich mit den Molecülen des Erdstückchens zusammentreffen; ist dieses nun seinerseits mit einer feinen Schicht absorbirter Molecüle überzogen, so lösen sich diese in der Säure, diese letztere aber unterliegt ihrerseits den Imbibitionskräften der Haut, die gelösten mit der Säure verbundenen Molecüle treten zur Herstellung des Diffusionsgleichgewichts in die Haut ein, und werden durch den Zellinhalt des Haares dieser entzogen. Etwas Aehnliches wird selbst dann noch denkbar sein, wenn das Bodenstückchen *N* mit der Haut des Wurzelhaares zwar nicht verwachsen ist, dieser aber doch so nahe liegt, dass der Feuchtigkeitsüberzug der imbibirten Haut die Oberfläche von *N* noch berührt (Liebig s. unten).

Die zuletzt angegebenen Vorgänge würden aber auch hinreichen, um manche nicht blos absorbirte, sondern sogar krystallisirte Bodentheile aufzulösen und dem Diffusionsstrom in der Haut des Wurzelhaares zugänglich zu machen. Wäre z. B. *Z* (Fig. 16) ein Stück krystallisirten kohlensauren Kalks oder Dolomit, so würde die in der Haut des Wurzelhaares gelöste Säure diesen an der Berührungsstelle auflösen und die Krystallisationskräfte überwinden.

Es ist leicht ersichtlich, dass verschiedene Wurzelhaare aus einem gemengten Boden verschiedene Stoffe aufnehmen können; der Haarschlauch *hh* kann z. B. bei *Z* Kalk, oder Kalk und Magnesia (aus Dolomit) aufnehmen, das andere Haar *h'* könnte aus seiner nächsten Umgebung Phosphorsäure oder phosphor-

1) Das Wort Berührung soll hier nur im populären Sinne genommen werden; im Sinne der atomistischen Anschauungsweise, die wir hier überall zu Grunde legen, giebt es keine Berührung.



sauren Kalk einsaugen; liegt aber bei *S* ein Stück Gyps, so wird sich von diesem aus das ganze System der Wassersphären mit Gypslösung beladen, und läge endlich bei *T* ein Stück salpetersauren Kalks, so würde sich dieses lösen und seine Molecüle in die gesammten Wasserschichten der Bodentheilchen sich vertheilen können; Gyps und salpetersaurer Kalk würden dann von beiden Wurzelhaaren *hh* und *h'* aufgenommen werden.

Die im Paragraphen gegebene Darstellung beruht auf sechs Dingen: 1) den Untersuchungen über die Absorptionskräfte des Bodens, 2) der von v. Liebig gegebenen Deutung des Zustands absorbirter Nährstoffe, 3) auf den Nägeli-Zöller'schen und Stohmann'schen Vegetationsversuchen in Boden mit absorbirten Nährstoffen, 4) auf meinen Resultaten bezüglich der Auflösung gewisser Gesteine durch wachsende Wurzeln, 5) auf der von Zöller dargethanen Thatsache, dass eine mit einem Lösungsmittel auf der einen Seite in Berührung stehende Haut auf der anderen Seite feste Stoffe löst und sie dem Diffusionsstrom nach der ersten Seite hin preisgiebt, 6) auf der Verwachsung der Wurzelhaare mit dem Boden.

1) Auf die Theorie der Absorptionskräfte des Bodens näher einzugehen, ist hier nach der Fassung des oben Gesagten kaum nöthig; einige der wichtigsten älteren Arbeiten darüber sind folgende: Huxtable und Thompson entdeckten 1848 die Absorption, von Way wurde die Sache zuerst weiter gefördert (Journal of the royal agricultural society of London 1850); eine richtigere Einsicht wurde aber zuerst durch die Arbeiten von Henneberg und Stohmann (Journal für Landwirthschaft 1859), J. v. Liebig (Ann. der Chemie u. Pharm. Bd. 105. p. 109), Brustlein (in Boussingault's: Agronomie, Chimie agricole et Physiologie. 1860. II. p. 132), E. Peters (Landwirthsch. Vers. Stat. II. Bd. 113 ff.), Eichhorn (Landw. Mittheilungen aus Poppelsdorf. 1858), S. W. Johnson (Journal of science and arts. 1859. Bd. 27. Connecticut) u. a. angebahnt.

2) J. v. Liebig hat zuerst den Versuch gemacht, die durch die Bodenabsorption gegebenen Verhältnisse in eine zusammenhängende Theorie zu verschmelzen, die hier schon deshalb ausführlicher mitgetheilt werden muss, weil ich mich in mehreren wesentlichen Puncten des im Paragraph Gesagten darauf stütze, in anderen aber von ihm abweiche. Ich lege die in Liebig's »Naturgesetze des Feldbaues« 1865. p. 68 ff. gegebene Darstellung nur soweit sie die allgemeine Theorie der fraglichen Vorgänge betrifft, vor: Er vergleicht die Fähigkeit der Ackerkrume, die wichtigsten Pflanzennährstoffe, wenn sie in reinem oder kohlensaurem Wasser gelöst sind, diesen Lösungen zu entziehen, mit der Eigenschaft der Kohle, welche Farbstoffe, Salze und Gase vielen Flüssigkeiten entzieht. »Dieses Vermögen der Kohle beruht auf einer Anziehung und es haften die der Flüssigkeit entzogenen Stoffe an der Kohle in ganz ähnlicher Weise, wie der Farbstoff an der Faser gefärbter Zeuge, welche damit überzogen ist.« — »Die von der Kohle angezogenen Stoffe behalten alle ihre chemischen Eigenschaften, sie bleiben was sie sind; sie haben nur ihre Löslichkeit in Wasser verloren, und sehr schwache, die Anziehung des Wassers im geringsten Grade verstärkende Eigenschaften reichen hin, um der Kohle die aufgenommenen, ihre Oberfläche überziehenden Stoffe wieder zu entziehen. Durch einen schwachen Zusatz von Alkali zum Wasser kann man der Kohle, die zum Entfärben gedient hat, den Farbstoff, durch Behandlung mit Weingeist das aus einer Flüssigkeit aufgenommene Chinin oder Strychnin entziehen.« »In allen diesen Eigenschaften verhält sich die Ackerkrume der Kohle gleich. Eine verdünnte, braun gefärbte, stark riechende Mistjauche durch Ackererde filtrirt, fliesst farb- und geruchlos hindurch, sie verliert aber nicht nur ihren Geruch und ihre Farbe, sondern auch das darin gelöste Ammoniak, das Kali und die Phosphorsäure werden der Flüssigkeit von der Ackererde, je nach ihrer Quantität mehr oder weniger vollständig und noch in weit grösserem Maasse, wie von der Kohle entzogen.« Das Absorptionsvermögen der Ackererde für Kali, Ammoniak, Phosphorsäure steht nach v. Liebig in keinem merklichen Zusammenhange mit der Zusammensetzung der ersteren; ein kalkarmer, thonreicher Boden besitzt es



in gleichem Grade wie ein kalkreicher, thonarmer, die humosen Stoffe beeinflussen die Absorption; alle Gemengtheile des Bodens können sich nach ihm an der Absorption betheiligen, aber nur dann, wenn sie eine gewisse Beschaffenheit, ähnlich der Kohle besitzen. »Die Ackererde als das Residuum der durch Verwitterung veränderten Felsarten, verhält sich in ihrem Absorptionsvermögen für unorganische gelöste Stoffe ganz wie das Residuum der durch den Einfluss der Hitze veränderten Holzfaser zu gelösten organischen Stoffen.« Die Ackererde kann einer Lösung von kohlensaurem Kali, Ammoniak oder von phosphorsaurem Kalk in kohlensaurem Wasser, das Kali, Ammoniak, die Phosphorsäure entziehen, ohne dass ein Austausch mit den Bestandtheilen der Erde stattfindet, »in dieser Beziehung, sagt v. Liebig, ist die Wirkung der Ackererde der der Kohle vollkommen gleich«, sie geht aber noch weiter. Wenn nämlich das Kali und Ammoniak mit einer Mineralsäure verbunden sind, welche die stärkste Verwandtschaft dazu hat, so wird ihre Verbindung damit durch die Ackererde zersetzt, das Kali wird ebenso absorbirt, wie wenn die Säure nicht damit verbunden gewesen wäre. In dieser Eigenschaft gleicht die Ackererde der Knochenkohle, welche durch ihren Gehalt an phosphorsauren alkalischen Erden viele Salze zersetzt, die von einer davon freien Kohle nicht verändert werden, und es haben an diesem Zersetzungsvermögen der Ackererde unzweifelhaft die darin stets vorhandenen Kalk- und Magnesiaverbindungen Antheil.« Nach einer Darlegung der gleichzeitigen Wirkungsweise der chemischen Affinität und der (molecularen) Anziehung des Bodens, welche jene Erscheinungen bedingen (p. 73), zeigt er, wie ein durch lösende Agentien durch Verwitterung im Boden löslich werdendes Salz sich in diesem ausbreitet, indem es zuerst in der Nähe seines Verbreitungscentrums die umliegenden Bodentheile absorptiv sättigt und dann in immer weiteren Kreisen dasselbe thut; »eine jede Erde muss demnach (§ 73) das Kali, die Kieselsäure und Phosphorsäure in zweierlei Form, in chemisch und in physikalisch gebundenem Zustande, enthalten, in der einen Form unendlich verbreitet an der Oberfläche der porösen Ackerkrumetheilchen haftend, in der anderen in Form von Körnchen, Phosphorit oder Apatit und feldspathigen Gesteinen sehr ungleich vertheilt.« Die Wurzeln werden überall, wo sie mit der Erde in Berührung sind (p. 74) die ihnen nöthigen Nahrungsstoffe im physikalisch gebundenen Zustande »ebenso vertheilt und vorbereitet vorfinden, wie wenn diese Stoffe im Wasser gelöst wären, aber für sich nicht beweglich und mit einer so geringen Kraft festgehalten, dass die kleinste lösende Ursache, welche hinzukommt, hinreicht um sie zu lösen und übergangsfähig in die Pflanzen zu machen«; und p. 75: »das Ernährungsvermögen des Bodens für die Culturgewächse steht hiernach in geradem Verhältniss zu der Quantität der Nahrungsstoffe, die er im Zustande der physikalischen (absorptiven) Sättigung enthält.« Die nicht im absorbirten Zustand befindlichen Stoffe in den Gesteinsbrocken sind nach v. Liebig die beständige Quelle, aus welcher durch lösende und chemisch wirkende Mittel immer wieder Material für die Absorption geliefert wird, wenn die absorbirten Stoffe durch die Pflanze weggenommen worden sind. Auch die Absorption der Kieselsäure durch humose Thier- und Pflanzenüberreste ist verhältnissmässig gering, die Kieselsäure wird um so weniger in einem Boden festgehalten, je reicher er an solchen Ueberresten ist. — Ueber die Art, wie die Wurzeln dem Boden die absorbirten Nährstoffe entziehen, drückt sich v. Liebig nach Zurückweisung möglicher Missverständnisse p. 116 dahin aus, die Ansicht, wonach die Wurzeln der Gewächse ihre Nahrung unmittelbar der Erdschicht entziehen, die sich in ihrer nächsten Nähe befindet, d. h. welche mit der Nahrung aufnehmenden in Berührung ist, nimmt an, »dass die Pflanzenwurzeln die Nahrung von der dünnen Wasserschicht empfangen, welche durch Capillaranziehung festgehalten, mit der Erd- und Wurzeloberfläche in inniger Berührung ist und nicht aus entfernteren Wasserschichten; dass zwischen der Wurzeloberfläche, der Wasserschicht und den Erdtheilchen eine Wechselwirkung statthat, die nicht besteht zwischen dem Wasser und den Erdtheilchen allein; sie setzt als wahrscheinlich voraus, dass die in unendlich feiner Vertheilung an der äusseren Oberfläche der Erdtheilchen

haftenden Nahrungsstoffe mit der Flüssigkeit der porösen, aufnehmenden Zellwände vermittelst einer sehr dünnen Wasserschicht in directer Berührung sind, und dass in ihren Poren selbst ihre Lösung und von da aus ihre unmittelbare Ueberführung statthat.« Um mit dem vorstehenden die folgende Aeusserung v. Liebig's in widerspruchsfreien Zusammenhang zu bringen, ist es nöthig, sich zu erinnern, dass Kochsalz, verschiedene Kalk-, Bittererde-Salze nur mit geringer Kraft vom Boden absorbirt werden, und dass im vorstehenden Satze unter »Nährstoffen« eben nur die vorzugsweise absorbirten (Ammoniak, Kali, Phosphorsäure) gemeint sein können; p. 109 heisst es nämlich: »das in der Erde sich bewegende Wasser enthält Kochsalz, Kalk und Bittererde, die beiden letzteren theils an Kohlensäure, theils an Mineralsäuren gebunden, und es kann wohl kaum bezweifelt werden, dass die Pflanze von diesen Stoffen aus der Lösung aufnimmt.« Wenn es in dem citirten Text weiter heisst, »das Gleiche muss von dem Kali, dem Ammoniak und den gelösten Phosphaten gelten; allein das Wasser, welches im natürlichen Zustand des Bodens darin circulirt, enthält die drei letztgenannten Stoffe entweder gar nicht, oder bei weitem nicht in der Menge gelöst, wie sie das Bedürfniss der Pflanze erheischt«, so braucht man nicht, wie es wohl geschieht, einen Widerspruch gegen das Frühere darin zu erblicken; es genügt, sich zu erinnern, dass in einem Boden, welcher mit den betreffenden Stoffen absorptiv gesättigt ist, eine Lösung dieser Stoffe als solche wirklich vorhanden sein kann, denn nach eingetretener Absorption und Sättigung wird die Lösung als solche den Bodentheilchen adhäriren und die (Fig. 16 dargestellten) Flüssigkeitshüllen bilden. Dem letzten Theile des zuletzt citirten Satzes liegt wohl wahrscheinlich die Ansicht zu Grunde, dass die Absorptionskräfte des Bodens überhaupt nicht im Stande sind, dem im Boden festgehaltenen Wasser die letzten Theile des absorbirten Stoffes zu entziehen, so wenigstens glaube ich ihn deuten zu müssen, und zwar aus folgendem Grunde: Wenn eine Lösung Kali oder Phosphorsäure enthält, so werden diese Molecüle von denen des Wassers festgehalten; kommt die Lösung in Berührung mit dem absorbirenden Bodentheilchen, so wird dieses nur so viel Substanz wirklich absorbiren, bis das moleculare Gleichgewicht hergestellt ist zwischen Wasser, Substanz und Bodentheil; es kann daher unter Umständen wenigstens ein Theil der absorbirbaren Substanz dennoch in der Wasserhülle des Bodentheilchens gelöst bleiben; dafür spricht auch die von Peters dargethane Thatsache, dass ein Theil des vom Boden absorbirten Kalis diesem durch viel Wasser wieder entzogen wird, dass ferner nach Brustlein und Peters[1]) Kali und Ammoniak auch aus den verdünntesten Lösungen durch Erde nicht vollständig absorbirt werden, auch dann nicht, wenn die Erde noch lange nicht gesättigt ist. Aus diesen Thatsachen scheint zu folgen, dass trotz der Absorptionskräfte der Bodentheilchen dennoch kleine Mengen von Phosphorsäure, Kali, Ammoniak in den Zwischenräumen des Bodens sich gelöst erhalten können, wenn sie auch bei weitem nicht hinreichen, die Pflanze vollständig zu versorgen. Schliesslich ist noch folgende für uns wichtige Stelle bei Liebig (l. c. p. 100) herbeizuziehen: »wenn wir uns die poröse Erde als ein System von Capillarröhren denken, so ist ihre für den Pflanzenwuchs geeignete Beschaffenheit unstreitig die, dass die engen capillaren Räume mit Wasser, die weiten mit Luft angefüllt sind (wie in unserer Fig. 16), und der Luft der Zugang zu allen gestattet ist. Mit diesem feuchten, für die Atmosphäre durchdringlichen Boden befinden sich die aufsaugenden Wurzelfasern in der innigsten Berührung; man kann sich denken, dass ihre äussere Fläche die eine, die porösen Erdtheilchen die andere Wand eines Capillargefässes bilden, deren Zusammenhang durch eine unendlich dünne Wasserschicht vermittelt wird. Diese Beschaffenheit ist gleich günstig für die Aufnahme der fixen und gasförmigen Nahrungsmittel. Wenn man an einem trockenen Tage eine Weizen- oder Gerstenpflanze vorsichtig aus dem lockeren Erdreich zieht, so sieht man, dass an jeder Wurzelfaser ein Cylinder von Erdtheilchen, wie eine Hose, haften bleibt; aus diesen Erdtheilchen empfängt die Pflanze die Phosphorsäure, das Kali, die Kieselsäure u. s. w., sowie

1) Peters in Landw. Vers. Stationen. Heft 5. p. 122.

das Ammoniak, deren Uebergang vermittelt wird durch die dünne Wasserschicht, deren Theile sich nur insofern bewegen, als die Wurzel einen Zug auf sie ausübt.«

Zur Veranschaulichung dieser von Liebig mit Recht betonten Umhüllung der Wurzeln mit Erde werden die Figuren 17 bis 19 dienen; Fig. 17 zeigt eine in weissem Kiessand erwachsene Keimpflanze *A* von Sinapis alba in dem Zustand, wie man sie erhält, wenn der etwas feuchte Sand nach dem Umstürzen des Blumentopfes nur gelinde abgeschüttelt wird; der Sand umhüllt die junge Pfahlwurzel mit Ausnahme der jungen fortwachsenden Spitze; die Fig. *B* zeigt eine ebensolche Pflanze, nachdem der Sand in Wasser durch Schwenken in demselben abgespült wurde; die Wurzel ist mit Tausenden von Wurzelhaaren besetzt, welche die Sandkörner vorher festhielten, mit ihnen zum Theil verwachsen waren; an vielen Haaren lassen sich aus letzterem Grunde die Körner nicht ohne deren Zerreissung abtrennen.

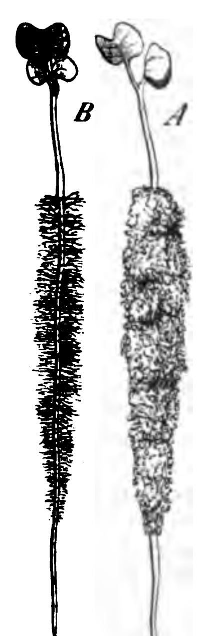


Fig. 17.

Fig. 18 zeigt eine in humosem Gartenboden (im Topf) erwachsene Keimpflanze von Triticum vulgare; der Topf war umgestürzt und die aus der zertheilten Erde genommene Wurzel ziemlich stark geschüttelt worden um alle Erde, die nicht von den Wurzelhaaren festgehalten war, zu entfernen. Die fünf Wurzeln sind von ihrem Ursprung aus bis in die Nähe der Wurzelspitze mit den humosen Bodentheilen *e e e* umhüllt, nur die wachsenden Spitzen *w w* sind nackt, weil sie noch keine Wurzelhaare besitzen, welche an den älteren Wurzeltheilen in sehr grosser Zahl vorhanden und mit den Bodenstückchen verwachsen sind. Die Dicke der die Wurzel umhüllenden ihr anhängenden Bodenschicht entspricht ziemlich genau der Länge der Wurzelhaare (*S* Samenschale, *b* Blattkeim). Fig. 19 zeigt uns eine Pflanze gleicher Art in demselben Boden erwachsen, aber vier Wochen älter als die vorige (*S* entleerte Samenschale, *b* Basis des Stengels). Die Pflanze ist in derselben Art, wie die vorige, aus dem etwas feuchten Boden herausgenommen und abgeschüttelt. Der Boden fällt von den oberen Wurzeltheilen *e e e* vollständig weg, wo er früher (Fig. 18 *e e*) festhing; der Grund ist, wie die Untersuchung zeigt, einfach der, dass die Wurzelhaare dieser älteren Theile vollkommen abgestorben, verschrumpft, zum Theil selbst verwest sind. Diese älteren oberen Wurzeltheile, welche früher den sie berührenden Boden ausnutzten, haben aufgehört Nahrung aufzunehmen, ihre Oberfläche ist gebräunt, die Saugorgane, die Wurzelhaare abgestorben; selbst an den zahlreichen Nebenwurzeln *n n* dieser Theile ist dies schon geschehen[1]). Dagegen sind die Spitzen der früher schon vorhandenen Wurzeln weiter gewachsen, in tiefere Bodenschichten eingedrungen; diese neu zugewachsenen Längenstücke der Wurzeln sind jünger und besitzen noch lebendige Wurzelhaare, welche mit den Bodentheilchen verwachsen sind, und diese bilden hier, wie an den Nebenwurzeln dieser Region die Erdhülle *e' e' e'*; die Wurzelspitzen selbst (*w, w*) sind noch nackt, ohne Wurzelhaare, und daher fällt

Fig. 18.

1) Nichtbotaniker haben zu beachten, dass diese feinen Nebenwurzeln nicht etwa mit Wurzelhaaren zu verwechseln sind.



der Boden vollständig von ihnen ab. Die behaarten aufsaugenden Wurzelstellen unserer Weizenpflanze sind also binnen 4 Wochen um eine Etage tiefer hinabgestiegen, früher war es die obere Region des Bodens bei *e e* (Fig. 18), welche die Nahrung lieferte, jetzt ist es die untere bei *e' e' e'* (Fig. 19), welche von den jüngeren Wurzeltheilen ausgebeutet wird. Dieses Verhalten, auf welches ich hier nicht näher eingehen will, ist ein weit verbreitetes, und zeigt, dass dieselbe Pflanze beständig ihre Nahrung aus anderen Regionen des Bodens hernimmt. Die absorbirten Nährstoffe können den Wurzeln nicht oder nur sehr schwierig zugeführt werden; das ist auch unnöthig; die Wurzeln gehen nach allen Richtungen durch den Boden und finden bald hier, bald dort, was sie brauchen. Wenn aber eine Wurzelstelle längere Zeit mit ihrer Bodenhülle in Berührung war, so wird sie ihr entzogen haben, was diese hergeben konnte und jene brauchte, diese Bodenhülle wird unnütz und unterdessen verwachsen die jüngeren Wurzeltheile an anderen noch nahrhaften Stellen mit dem Boden.

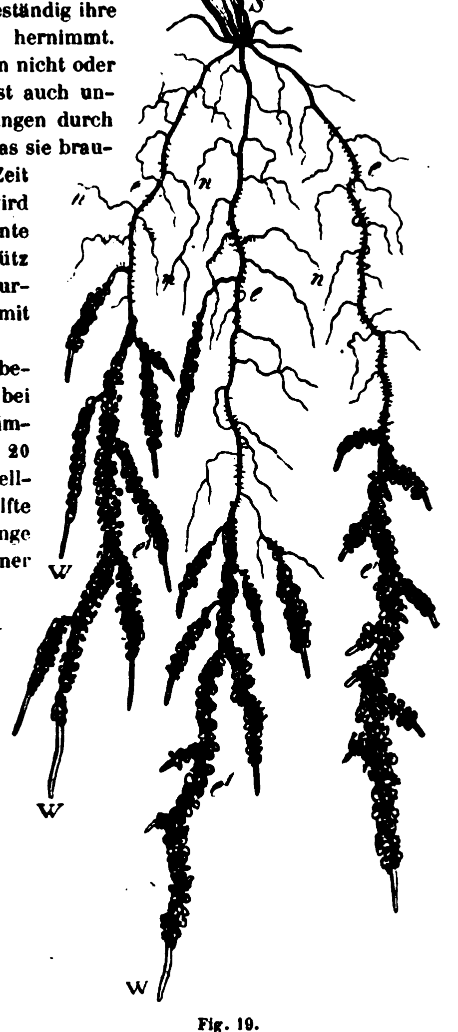


Fig. 19.

Die Art, wie die Wurzelhaare mit den benachbarten Bodentheilen verwachsen, bietet bei Pflanzen verschiedener Classen viel Uebereinstimmendes dar, wie schon die wenigen in Fig. 20 (S. 186) nach 800facher Vergrösserung dargestellten Beispiele zeigen, wo indessen nur die Hälfte oder das der Spitze benachbarte Drittel der Länge aufgenommen ist. *A* sind die Wurzelhaare einer Keimpflanze (wie Fig. 18) von Triticum vulgare, *B* die einer solchen von Avena sativa (beide im Lehmboden erwachsen), *C* die von einer Selaginella (in humosem Boden), *D* von Trifolium pratense (Lehm). Das in lebenden Wurzelhaaren reichlich vorhandene Protoplasma, welches eine verhältnissmässig dicke Auskleidung des Schlauches bildet, ist in den Figuren nicht weiter berücksichtigt (Triticum hat sehr langgestreckte Zellkerne). Gewöhnlich ist es die Spitzenregion des Haares, welche mit einem oder vielen grösseren Bodenpartikeln verwächst, häufig ist eine längere Stelle mit feinen, selbst bei 800facher Vergrösserung noch sehr klein erscheinenden Bodenkrümeln verwachsen, und oft sind an einem und demselben Haar 2—5 und mehr Verwachsungsstellen an den mittleren Theilen. Zuweilen umwächst der Schlauch ein Steinchen ähnlich, wie bei der Ueberwallung Körper in's Holz eines Baumes eingeschlossen werden, und häufig, zumal bei Avena schwellen die Haare an den Verwachsungsstellen blasig auf. Ich schlage vor, diese Verwachsungsstellen der Wurzelhaare, ähnlich wie man es bei den Saugorganen der Parasiten gethan hat, als Haustorien zu bezeichnen. — Bei allen von mir untersuchten Wurzelhaaren habe ich ein bisher wohl unbekanntes Gebilde vorgefunden; es sind dies äusserst feine Fäden, welche auf der Oberfläche der Zellhaut zerstreut stehen und so dünn sind, dass sich über ihre

Structur zunächst nichts aussagen lässt; sie erinnern fast an die peitschenförmigen Cilien der Schwärmsporen, und könnten wohl möglicherweise bei der Aufnahme der Nährstoffe irgend eine Rolle spielen. — Mit dem Alter fällt der turgescirende Haarschlauch zu-

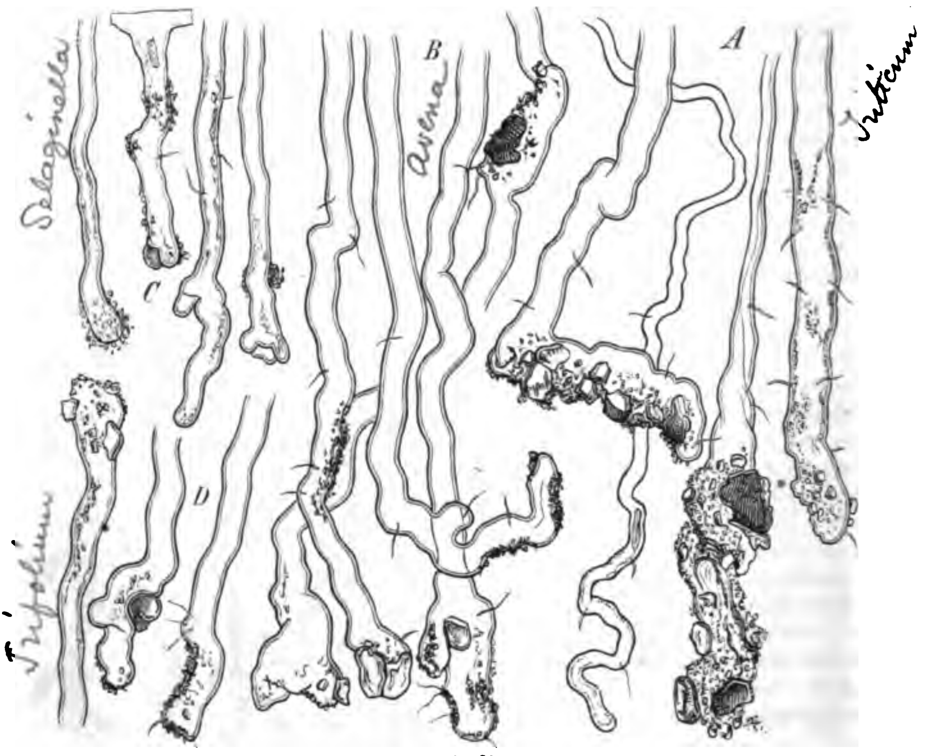


Fig. 20.

sammen, wird längsfaltig, sein Lumen verschwindet mehr und mehr und die Substanz wird zerreissbarer als früher, so dass alte abgestorbene Wurzelhaare gewöhnlich am Boden hängen bleiben. Aber auch die frischen reissen sehr leicht ab, wenn sie mit grösseren Bodenstücken verwachsen waren, und man sieht abgerissene Haare sehr häufig, wenn man die frischen Wurzeln in Wasser abgeschwenkt, oder gar mit einem weichen Pinsel unter Wasser gereinigt hat. — Die Haut der Wurzelhaare habe ich überall sehr dünn gefunden, bei Phaseolus und Vicia Faba ist sie auch an ganz frischen Haaren bräunlich gefärbt, sonst farblos[1]).

3) Die Vegetationsversuche über Aufnahme absorbirter Nährstoffe von Nägeli und Zöller[2]) wurden 1861 mit Zwergbohnen ausgeführt, die von Stohmann mit Mais. Für die Zwergbohne habe ich 1861 den Beweis geliefert, dass sie ihre sämmtlichen Nährstoffe aus Lösungen aufnehmen und dabei das Samengewicht versechzigfachen, ihre ganze Metamorphose vollenden und keimfähige Samen bringen kann; für den Mais ist die Möglichkeit einer üppigen Vegetation in wässerigen Lösungen vielfach constatirt, und so haben wir an diesen

1) Die Arbeit Carradori's, die ich nur einmal gesehen habe und deren Tafeln, so viel ich mich erinnere, die Wurzelhaare in mancher Beziehung anders darstellen, ist mir leider unzugänglich geblieben.

2) »Die landwirthsch. Vers. Stat.« Heft 13. p. 40; später wurden diese Versuche auf Klee, Lupine, Gerste, Zuckerrüben, Tabak ausgedehnt. Vergl. auch Ann. der Chem. und Pharm. Bd. 121. p. 330.

beiden den verschiedensten Familien der Phanerogamen zugehörigen Pflanzen den Beweis, dass die Wurzeln derselben Pflanzenart im Stande sind, ihre Nährstoffe aus einer sie umspülenden Lösung aufzunehmen, oder sie den Flächenkräften des Bodens zu entziehen.

Bei den Nägeli-Zöller'schen Versuchen wurde Torfpulver und Gartenerde mit soviel oder weniger Pflanzennährstoffen gemengt, als jene absorptiv festhalten konnten. Unter ganz gesättigtem Torf ist im Folgenden ein solcher zu verstehen, der nur $^1/_6$ von der Kalimenge und nur $^1/_2$ von der Ammoniakmenge enthielt, welche er vermöge seiner Absorptionskräfte, die vorher bestimmt waren, hätte enthalten können; in einem damit ganz gesättigten Torf entwickelt sich keine Bohnenpflanze. Auf 9 Litres Torf wurden verwendet

13,05	Gramm	Kali
1,845	»	Natron
3,700	»	Phosphorsäure
11,043	»	Ammoniak

und diese Stoffe wurden in folgenden Verbindungen mit dem Torf gemengt:

15	Gramm	phosphorsaures Ammoniak,
11	»	kohlensaures Ammoniak.
19	»	kohlensaures Kali,
3	»	kohlensaures Natron.

Diese Verbindungen wurden mit dem feuchten Torfpulver oder der Gartenerde zusammengerieben und innig gemischt. Der halb- und viertelgesättigte Torf wurde durch Vermischung des sogen. ganz gesättigten mit 1 und 3 Volumen rohen Torfpulver hergestellt. — In jeden Topf von 8½ Liter Inhalt würden 5 Bohnen gesteckt, und folgende Resultate erhalten:

	1. Topf	2. Topf	3. Topf	4. Topf
	$^1/_1$ gesättigt	$^1/_2$ gesättigt	$^1/_4$ gesättigt	roher Torf
Aussaat	4,055 Gr.	4,087 Gr.	3,88 Gr.	3,965 Gr.
Ernte[1])	223,014 »	156,792 »	117,719 »	20,418 »

Der Versuch im gewöhnlichen Gartenboden lieferte bei 3,962 Gramm Aussaat, 59,3 Gramm Bohnensamen; die gesättigte Gartenerde hingegen 89,9 Gramm Bohnensamen bei 3,908 Gramm Aussaat[2]).

Stohmann[3]) brachte ein grösseres Quantum Torf in einen mit durchlöchertem Boden versehenen Bottich und übergoss ihn mit Mistjauche. Der so gesättigte Torf wurde nun mit grossen Massen von Wasser während 3 Wochen ausgewaschen bis alles in Wasser Lösliche fortgeführt war. Mit diesem Torf wurden 2 Töpfe von 40 Cm. Durchmesser und eben solcher Höhe gefüllt (ganz gesättigter Torf). Zwei andere Töpfe von 30 Cm. Durchmesser bekamen eine Mischung von gleichen Theilen gesättigten und rohen Torfs (halb gesättigt). Zwei andere Töpfe von derselben Grösse erhielten eine Mischung von 1 Theil gesättigtem und 3 Theilen rohem Torf ($^1/_4$ gesättigt). Endlich wurden noch 2 Töpfe mit rohem Torf gefüllt. Am 16. Mai wurden in jeden der Töpfe, in möglichst gleich grossen Abständen, fünf Maiskörner gelegt und nur durch tägliches Begiessen mit destillirtem Wasser für gleichmässige Feuchtigkeit des Bodens gesorgt. Im rohen Torf blieben die Pflanzen klein und starben bald ab, die im ganz gesättigten wurden 2 Meter hoch und brachten 8 Kolben dicht besetzt mit reifen Körnern; die im halbgesättigten gaben nur 2 befruchtete Kolben; im $^1/_4$ gesättigten Torf wurden die Pflanzen 1,5 Meter hoch und gaben nur einen Kolben mit fünf Körnern. In den ersten Tagen des October geerntet, gaben die Pflanzen mit Ausschluss der Wurzeln im lufttrockenen Zustande folgende Gewichte:

---

1) Wurzel, Stengel, Blätter. Hülsen, Samen.

2) Die Versuche darüber, ob die im Boden befindliche Lösung hinreicht Pflanzen zu ernähren, s. im Original a. a. O. p. 44.

3) Agronomische Zeitung 1864. p. 343.

1) ganz gesättigter Torf:		
	Stämme, Blätter u. s. w.	650 Gramm
	Körner	153 »
	Kolben	33 »
	im Ganzen	836 »
2) halbgesättigter Torf:		
	Stämme, Blätter u. s. w.	350 »
	Körner	15,5 »
	Kolben	2,5 »
	im Ganzen	368 »
3) viertelgesättigter Torf:		
	Stämme, Blätter u. s. w.	250 »
	Körner	1,5 »
	Kolben	0,5 »
	im Ganzen	252 »
4) roher Torf:		
	im Ganzen	17,5 »

§ 53. Die Auflösung festen Gesteins durch die dasselbe berührenden Wurzeln wurde schon früher (Liebig) aus dem Vorkommen von Kalkstücken geschlossen, deren Oberfläche mit »Wurzeleindrücken« bezeichnet war. Ich habe 1859 zuerst gezeigt, dass Maiswurzeln in kurzer Zeit polirte Marmoroberflächen corrodiren und so gewissermaassen eine Abbildung ihres Verlaufs auf der Gesteinsfläche zurücklassen. Eine mehrfache Wiederholung dieser Versuche im Sommer 1864 bestätigte nicht nur das frühere Resultat, sondern zeigte auch, dass die Wurzeln verschiedener Pflanzen im Stande sind, binnen wenigen Tagen glatte Flächen von Dolomit, Magnesit, Osteolith an den Berührungsstellen aufzulösen und ein mehr oder minder scharf begrenztes Bild ihres Verlaufs darauf zurückzulassen. Bei meiner ersten Mittheilung (Botan. Zeitg. 1860. p. 118—119) wies ich darauf hin, dass diese Auflösung des krystallinischen kohlensauren Kalks möglicherweise von der Kohlensäureausscheidung der Wurzeln bewirkt werden könne, was aber die scharfe Begrenzung der Corrosionsbilder auf der polirten Fläche desshalb unwahrscheinlich mache, weil die Kohlensäure in den Bodenraum sich frei ausbreiten kann und daher eher eine Corrosion auch der von den Wurzeln entfernten Stellen zu vermuthen wäre. »Es ist immer noch (sagte ich dort) eine andere Erklärung[1]) denkbar; die Pflanzensäfte sind nämlich fast immer sauer, zumal die aller Wurzeln; wenn sich nun eine Wurzeloberfläche fest an den Marmor andrückt, so kann ein Theil der sauren Imbibitionsflüssigkeit der Zellwände in unendlich dünner Schicht den Marmor berühren und ihn corrodiren. Diese Erklärung setzt noch keine Excretion der Wurzeln voraus, solche lassen sich bei den in reinem Wasser stehenden Wurzeln nicht nachweisen und sind auch zur Erklärung jenes Phänomens nicht nöthig«[2]). Die auf Veranlassung Liebig's von Zöller ausgeführten Versuche haben nun gezeigt, dass sich die von mir gegebene Erklärung experimentell bestätigen lässt. Er stellte einen

1) Nach Meyen (Physiol. II. 11.) soll schon Moldenhawer den Wurzelhaaren die Absonderung eines Saftes zugeschrieben haben, der als Auflösungsmittel der aufzunehmenden Nahrungsstoffe dient.

2) Der daselbst noch vorhandene Schlusssatz über Bildung einer Säure durch die sich zersetzenden Wurzeln ist ebenfalls unnöthig.



einfachen Apparat her, der die Zellhaut der Wurzeloberfläche durch thierische Blase ersetzt[1]); auf der einen Seite derselben befindet sich angesäuertes Wasser, welches die Haut durchtränkt; auf der anderen Seite der Haut befindet sich phosphorsaurer Kalk, phosphorsaure Ammoniakmagnesia, Erde mit absorbirtem Kali; diese Stoffe werden von der sauren Imbibitionsflüssigkeit der Haut berührt, aufgelöst und auf die andere Seite (in's Innere der künstlichen Zelle) gebracht. Es ist kein Grund vorhanden zu der Annahme, dass nicht an der Wurzeloberfläche ein ganz ähnlicher Process stattfinde. Für den Nachweis, dass die äussere Zellhaut der Wurzeloberfläche mit Säure getränkt ist, genügt es zu wissen, dass der Zellsaft selbst sauer ist, da in diesem Falle die imbibitionsfähige Haut sich damit tränkt. Jenes, nicht dieses wird bewiesen, wenn man Wurzeln zwischen Lackmuspapier presst und eine sauere, bleibende Reaction erhält; denn auch durch die mildeste Behandlung werden in diesem Fall die Wurzelhaare verletzt und die Reaction gehört dem aus den Wunden fliessenden Safte, nicht aber der unverletzten Oberfläche der Wurzelhaare an. Dass die ganz unverletzte Oberfläche wachsender und mit Haaren bedeckter Wurzeln mit einer organischen Flüssigkeit durchtränkt ist, beweist folgendes einfache Experiment. Lässt man Samen in reinem Wasser keimen bis die Wurzel einige Zoll lang ist und giesst man in das Wasser eine Lösung von übermangansaurem Kali, so wird die Säure an der Wurzeloberfläche in wenig Minuten reducirt, es bildet sich ein feiner Niederschlag von Braunsteintheilchen auf dieser, was bei der unverletzten Oberhaut der Stamm- und Blatttheile nicht geschieht, weil ihre Cuticula keine derartige reducirende Substanz enthält. Dagegen bildet sich jener Niederschlag auf jeder Wundfläche einer Pflanze und zeigt, dass auch hier wie in vielen anderen Fällen die unverletzte Oberfläche einer wachsenden Wurzel sich ähnlich verhält, wie ein Querschnitt der Pflanze[2]).

Meine noch nicht publicirten Versuche vom Sommer 1864 wurden in folgender Art ausgeführt. Stücke der betreffenden Mineralien liess ich auf einer Seite oben abschleifen und möglichst fein poliren; bei dem Osteolith ist letzteres leider nicht möglich, doch lassen sich die Flächen durch Abreiben mit Papier ziemlich gut glätten. Diese Stücke wurden nun mit der präparirten Seite nach oben auf den Boden passender Gefässe gelegt und dann einige Zoll hoch mit feinem weissen Quarzsand bedeckt; in diesen Sand wurden dann in gewöhnlicher Art mehrere Samen derselben Species gelegt und durch Begiessen feucht erhalten. Die Keimwurzeln trafen auf ihrem abwärts gerichteten Wege nach einigen Tagen auf die horizontal unter dem Sande liegende polirte Fläche, wendeten sich auf dieser seitwärts und krochen nun nach verschiedenen Richtungen hin über die Platte, indem sie derselben dicht angedrückt fortwuchsen und Nebenwurzeln bildeten, welche dasselbe thaten. Nach mehreren Tagen oder Wochen wurden die Töpfe umgestürzt, die Platten von dem Sande abgehoben, zunächst mit Wasser abgespült, abgetrocknet und die Corrosionsstellen mit den noch unverrückten Wurzelläufen verglichen. Die Versuche ergaben Folgendes:

A. Auf weissem Marmor.

1) Phaseolus multiflorus: die polirte Platte 7,5 Cm. lang und breit; die trockenen Samen am 12. Juni in den Sand gelegt; am 24. Juni, also nach 12 Tagen wurde der Versuch beendigt, als die Primordialblätter entfaltet waren. Die polirte Marmorfläche zeigt sehr deutlich das durch Corrosion entstandene Bild von mehreren Wurzeln mit den davon aus-

1) »Die Landw. Vers. Stat. 1863. Heft 13. p. 45.

2) J. Sachs: »Keimung der Schminkbohne« in Sitzungsber. der kais. Akad. d. Wiss. Wien 1859. Bd. 37. p. 115.



gehenden Nebenwurzeln; diese Corrosionslinien sind scharf begrenzt, ungefähr $\frac{1}{2}$ Mill. breit, rauh, z. Th. wie mit einem breiten Grabstichel, aber sehr seicht, ausgestossen; sie lassen sich auch mit den auf glattem Glase durch Flusssäure gemachten Aetzungen vergleichen; neben einigen derselben findet sich eine duftige, wolkige Rauhigkeit, die offenbar der Berührung der Wurzelhaare, welche seitwärts von der Wurzel ausgingen, zuzuschreiben ist.

2) Zea Mais: die Platte und Dauer des Versuchs ebenso; binnen 12 Tagen entfalteten sich die 2 ersten Blätter. Eine sehr scharfe und ziemlich tiefe 2 Cm. lange, 0,5 Mill. breite Corrosion hervorgebracht durch eine Hauptwurzel, rechts und links davon die Bilder der Nebenwurzeln, welche minder scharf geätzt erscheinen; ausserdem mehrere andere gewundene (wie hingehauchte) Aetzungslinien.

3) Cucurbita Pepo: Platten und Versuchsdauer ebenso: Am Ende des Versuchs waren die Cotyledonen laubartig ausgewachsen. Es finden sich mehrere ziemlich geradläufige Corrosionslinien von 4—7 Cm. Länge, $\frac{1}{4}$—$\frac{1}{2}$ Mill. Breite, stellenweise sehr scharf geätzt; die Aetzungen zahlreicher Seitenwurzeln sind deutlich zu sehen; neben diesen Corrosionslinien findet sich stellenweise eine diffuse Rauhigkeit auf der polirten Fläche, von den seitlichen nur sanft aufliegenden Wurzelhaaren herrührend.

4) Triticum vulgare: eine kreisrunde Marmorscheibe von 23,5 Cm. Durchmesser wurde auf den Boden einer weiten Schüssel gelegt und handhoch mit Sand bedeckt, in welchen am 5. Juli mehrere Dutzend Weizenkörner gelegt wurden. Nach 11 Tagen, als das erste grüne Blatt entfaltet war, wurde der Versuch beendigt. Die ganze polirte Fläche ist mit schön gewundenen, scharf geätzten, schmalen Corrosionszügen bedeckt; stellenweise laufen 2—4 parallel, um dann zu divergiren; zuweilen umgiebt eine diffuse Rauhigkeit diese Linien, die von den seitlichen Wurzelhaaren herrührt.

Da in allen diesen Fällen wenigstens 5—6 Tage nöthig waren, um die Wurzeln aus den gesteckten trockenen Samen bis zu der polirten Fläche wachsen zu lassen, so mussten, bei einer Versuchsdauer von 11—12 Tagen die Corrosionen in 5—6 Tagen entstanden sein; da aber die Aetzung bis nahe an die wachsenden Wurzelspitzen zu verfolgen war, so musste sie selbst binnen wenigen Stunden schon merklich sein.

B. Auf weissem Dolomit: zwei Stücke von Handflächengrösse, eines weissen deutlich körnig krystallinischen, marmorartigen Dolomits wurden auf einer Seite polirt.

5) Phaseolus multiflorus: Samen am 3. Juli gesteckt, am 13. Juli wurde der Versuch beendigt, als die Primordialblätter entfaltet waren. Die Fläche zeigt 14—15 Corrosionszüge von $\frac{1}{2}$ Mill. und mehr Breite, meist geradläufig und scharf begrenzt, stellenweise mit duftiger Einfassung von den Wurzelhaarcorrosionen, doch schwächer als auf dem Marmor.

6) Tropaeolum majus. Samen am 13. Juli gesteckt, am 28. hatten die Pflanzen ihre Primordialblätter entfaltet und wurden ausgetopft: auf der polirten Fläche sind 8—9 Wurzelläufe von 2—4 Cm. Länge und $\frac{1}{4}$—$\frac{1}{2}$ Mill. Breite, verschiedener Tiefe und scharfer Begrenzung, wie geätzt, zu sehen, mit deutlichen Nebenwurzelbildern.

C. Magnesit von Frankenstein, rein weiss, dicht, schwer, auf einer Fläche polirt.

7) Cucurbita Pepo: Am 3. Juli gesteckt, am 18. als die ergrünten Cotyledonen entfaltet waren, ausgenommen; es sind 11—12 Corrosionslinien von Wurzeln zu sehen, doch weit weniger scharf und deutlich als bei den vorigen; die amorphe Gesteinsmasse hat offenbar den sauren Saft der sie berührenden Wurzelfläche nicht an einer Stelle verweilen lassen, sondern ihn in die Nachbarschaft diffundirt, wodurch die Schärfe des Bildes verlieren muss.

D. Osteolith (erdiger Apatit, vorwiegend dreibasisch phosphorsaurer Kalk), weiss kreidig, dicht, amorph; mit Papier glatt gerieben.

8) Phaseolus multifl. Samen am 26. Juni gesteckt, am 13. Juli ausgenommen. Auf der mattglänzenden Fläche sind bei schiefer Haltung gegen das Licht 4 hinreichend kenntliche Corrosionslinien zu sehen, sie erscheinen als schlecht begrenzte Rauhigkeiten, etwa 1 Mill. breit, einige Cm. lang: offenbar ist hier wie bei dem vorigen der Umstand, dass eine eigentliche Politur nicht vorhanden war mit schuld an der geringen Schärfe des Bildes, so wie auch der Umstand, dass die amorphe Masse sich durch und durch mit Wasser imbibirt



hatte, der saure Wurzelsaft daher nicht streng localisirt blieb, sondern in die Poren des Steins eindringen konnte.

E. Gyps. Frühere Versuche mit glatten Spaltungsflächen von Gypskrystallen gaben keine Corrosionen, überhaupt keine merkliche Veränderung; ebenso blieben die 1864 mit Alabaster gemachten Versuche erfolglos. Dagegen zeigte der gegossene Gyps, wie ich schon 1859 fand, auch jetzt wieder ein interessantes Verhalten. Durch Aufgiessen von frisch mit Wasser angerührtem, gebranntem Gyps auf Glasplatten (in Ringe von Papier) wurden mehrere kreisrunde Scheiben hergestellt, welche auf der einen Fläche (am Glas) wie polirt, glänzend glatt waren. Sie wurden mit dieser Fläche aufwärts auf den Boden von Blumentöpfen gelegt und in den darüber gehäuften Sand Mais, Tropaeolum majus und Phaseolus multiflorus gesteckt. Nimmt man die Platten nach 6—8 Wochen heraus, so findet man das Umgekehrte von dem, was bei Marmor und Dolomit geschieht; man bemerkt nämlich, dass die glatte Gypsfläche da, wo sie von den Wurzeln nicht berührt wurde, sehr rauh, corrodirt ist, dagen haben die Stellen, wo die Wurzeln dem Gyps dicht anlagen, sich glatt und glänzend erhalten; es geht diess so weit, dass zuweilen die Wurzelläufe auf der Gypsplatte als erhabene Dämme erscheinen, zwischen denen die Rauhigkeit vertieft erscheint. Die Sache ist leicht erklärlich. Das den Boden durchtränkende Wasser löst den Gyps ziemlich stark auf und führt ihn fort, er verbreitet sich im Boden; die Stellen aber, wo die Wurzeln der Gypsplatte dicht anliegen, sind vor dem freien Zutritt des Bodenwassers geschützt und werden von ihm nicht angegriffen; zugleich sind die Wurzeloberflächen nicht im Stande das schwefelsaure Salz aufzulösen und so bleiben diese Stellen unverändert.

F. Versuche mit Glasplatten, welche mit getrocknetem Wasserglas überzogen, den Wurzeln ausgesetzt wurden, sind bisher ohne Erfolg geblieben, ebenso konnte ich an Glasscheiben, denen wachsende Wurzeln dicht anlagen noch keine Corrosionen bemerken.

Eine Erwähnung verdienen hier auch die Kalkgeschiebe, welche nach Prof. W. Schimper[1]) in mehreren Schweizerseen häufig vorkommen und deren Oberfläche mit tiefen und zahlreichen Löchern bedeckt ist, so dass sie zuweilen ein grob schwammiges Aussehen annimmt; diese Löcher entstehen unter dem Einfluss einer Alge, Euactis calcivora, welche sich auf den Steinen ansiedelt und durch Ausscheidung einer Säure (Kohlensäure?) die benachbarten Steintheile auflöst. Ob die von C. Schimper bei der Naturforscherversammlung in Giessen mitgetheilten Kalkrollsteine, welche canalartige Vertiefungen der Oberfläche zeigen, von Wurzeln in dieser Weise corrodirt sind, ist bei der Unvollständigkeit seiner darüber gemachten Mittheilungen durchaus ungewiss. Ebenso erscheint es mir zweifelhaft, ob die, Wurzelläufen allerdings sehr ähnlichen, Vertiefungen an fossilen Schädeln und Knochenstücken, welche ich bei Herrn Prof. Schaaffhausen zu sehen Gelegenheit hatte, wirklich durch die corrodirende Thätigkeit von Wurzeln hervorgebracht sind. Dagegen unterliegt es keinem Bedenken, dass die auf Felsen wachsenden Flechten ihre Unterlage durch Kohlensäureabscheidung und vielleicht durch sauren Saft zersetzen, indem sie zugleich die bedeckte Gesteinsfläche längere Zeit feucht erhalten. Nach Göppert[2]) ist das harte Gestein des Zobtens überall erweicht, wo es von Acarospora smaragdula, Imbricaria olivacea u. s. w. überzogen ist. Der Granit, Glimmerschiefer und Gneiss wird durch Zersetzung und theilweise Auflösung des Feldspathes unterhalb der Flechten in weichen Caolin verwandelt, z. Th. der Feldspath ganz entfernt; zwischen den Haftorganen der Flechten bleiben dann nur die Glimmerblättchen und Quarzkörner zurück; in dieser Art wirken: Imbricaria stygia, encausta, Sphaerophoron fragilis, Biatora polytropa u. s. w., auf das nackte Gestein der Schwalbensteine auf dem Glätzer Schneeberg.

§ 54. Bei vielen strauchartigen Flechten, welche wie die der Gattung Usnea, Ramalina calicaris u. a. mit einem schmalen Haftorgan der trockenen Rinde der

1) Flora 1864. p. 509.
2) Im 37. Jahresber. der schles. Ges. f. vaterl. Cult. Breslau 1859.



Bäume oder todtem Holze aufsitzen, ebenso bei den Luftwurzeln der Orchideen und mancher epiphytischen Aroideen ist noch eine andere Modification der Aufnahme der Aschenbestandtheile denkbar; obgleich nicht geläugnet werden soll, dass diese Pflanzen an den Stellen, wo sie mit ihrer Unterlage verwachsen sind, kleine Mengen von Salzen aus dieser einsaugen können. Die ganze Oberfläche der Strauchflechten ist während der trockenen Zeit dem Staube der Luft ausgesetzt; feine, oft mikroskopisch kleine Splitter organischer und unorganischer Substanzen setzen sich auf der Oberfläche der Pflanze fest und kommen mit dieser gewiss in fast ebenso innige Berührung, wie die Erdtheilchen mit den Wurzelhaaren der Landpflanzen. Kommt dann gelegentlich ein Regen, oder wird die Flechte durch Thau benetzt, so durchtränkt sich das Flechtengewebe mit dem Wasser, der Zellsaft durchdringt auch die äusserste Zellhaut der Oberfläche und kommt hier mit dem aufliegenden Staub in Berührung; was in der Substanz des letzteren in Wasser oder in Zellsaft löslich ist, wird sich in der feinen Flüssigkeitsschicht, welche die Oberfläche des imbibirten Gewebes überzieht, auflösen und ins Innere des Gewebes fortgeführt werden. Ganz dasselbe kann bei den mit einer Hülle versehenen Wurzeln der Luftorchideen geschehen, und es ist kein Hinderniss, wenn die Zellen dieser Hülle keinen Saft, sondern Luft führen; es genügt, dass die Wandsubstanz der Zellen sich mit Wasser tränkt, von dem Inneren der Wurzel her sich vielleicht mit saurem Safte tränkt, und jedenfalls wird die in den Zellen des Velamens enthaltene Luft immer kohlensäurehaltig sein. So kann auch hier der auf der Oberfläche gesammelte Staub sich lösen und in der Substanz der Zellhäute der Hülle weiter diffundiren, bis er weiter nach Innen mit dem Saft lebender Zellen zusammentrifft. Die an Bäumen hängenden Orchideen und Aroideen tropischer Länder können aber auch gelöste Stoffe unmittelbar zugeführt erhalten, indem der von dem Baumlaube abtropfende Thau und Regen die Blätter der Baumkronen abwäscht und das Gelöste, sammt salpetersauren und Ammoniakverbindungen, die in den meteorischen Wassern vorkommen, auf die Oberfläche der imbibitionsfähigen Wurzeln führt.

Das hier Gesagte soll weniger eine positive Behauptung als vielmehr ein Erklärungsversuch für die Aufnahme der Aschenbestandtheile durch die genannten Pflanzen sein; man vergleiche: Luca über die Asche der Epiphyten in Comptés rendus 1861. p. 244; und Uloth über die Asche der Flechten: Flora 1861. Nr. 34.

§ 55. Die Aufnahme organischer Stoffe durch die Oberfläche eines Pflanzentheils von aussenher findet ihre typischen und für das Urtheil maassgebenden Fälle in denjenigen Erscheinungen, welche die Keimpflanzen, die sich aus einem Endosperm ernähren und die echten Schmarotzer darbieten. Es fehlt aber bis jetzt an einer genaueren Kenntniss der Vorgänge, welche bei der Nahrungsaufnahme in diesen Fällen stattfinden. Nur so viel ist gewiss, dass die Stoffe des Endosperms von den Saugflächen des Keims, der damit niemals verwachsen ist, aufgenommen werden, dass ebenso die Haustorien der Schmarotzer ohne Chlorophyll ihre sämmtlichen organischen Stoffe als solche aus dem Gewebe ihrer Nährpflanze ziehen; dass dies nur durch Diffusion der vorher gelösten Substanzen stattfinden kann, liegt auf der Hand; da aber sehr häufig die aufzunehmenden Stoffe in dem umgebenden Gewebe des Endosperms oder der Nährpflanze weder in Wasser noch im vorhandenen Zellsaft löslich sind (Zellstoff, Stärke, Fette), so müssen dieselben erst löslich gemacht werden. Es tritt also hier für die organi-

schen, selbst organisirten Stoffe zum Zweck ihrer Aufnahme ein ähnliches Verhalten ein, wie für die absorbirten und krystallisirten unorganischen Stoffe des Bodens, wenn sie von der Wurzel aufgenommen werden sollen. Dass auch hier die auflösende Kraft von dem aufnehmenden Organe ausgeht, kann bei der Betrachtung der bekannteren dieser Erscheinungen kaum einen Augenblick zweifelhaft erscheinen; wahrscheinlich scheidet das aufsaugende Organ des Keims oder das Haustorium des Schmarotzers eine Substanz aus, welche sich im umgebenden Endosperm resp. dem Gewebe der Nährpflanze verbreitet und die aufzunehmenden Stoffe löslich und diffusionsfähig macht. Wenn der Keimschlauch der Peronospora[1]) von aussen her ein Loch in die Cuticula und die Zellhaut des Nährblattes bohrt und durch dasselbe ins Innere der Epidermiszelle wächst, wenn verschiedene Pilzfäden in der Substanz modernder Hölzer Canäle graben[2]) oder in Stärkekörner hineinwachsen, so lässt sich dies wohl nicht anders erklären als dadurch, dass die Zellhaut dieser Pilzfäden mit einer Flüssigkeit durchtränkt ist, welche auf der Oberfläche eine überaus dünne Schicht bildet und die genannten organisirten Gebilde an der Berührungsfläche auflöst. Dafür spricht zumal der Umstand, dass die Auflösung in diesen Fällen genau der Berührungsfläche entspricht. Aehnlich wie ein derartiger Pilzfaden, scheint sich, wie schon Nägeli hervorhob, der durch das leitende Griffelgewebe hinabwachsende Pollenschlauch gegen die umgebenden Zellhäute zu verhalten. Das im Endosperm verbleibende Saugorgan am Cotyledon der keimenden Dattel ist anfangs sehr klein und von dem harten Zellgewebe des hornigen Endosperms umgeben[3]). Es breitet sich aber, trotz seiner zarten, weichen Structur im Endosperm aus und wenn dieses endlich ausgesogen ist, erfüllt es an dessen Stelle die ganze Samenhöhlung. Das wachsende Saugorgan ist mit einem zarten Epithel bekleidet und im ganzen Umfange desselben ist das sonst harte Endosperm erweicht, diese erweichte Schicht wird aufgesogen und schreitet mit der Umfangszunahme des Saugorgans allseitig fort. Ich habe gezeigt, dass der hornige Zellstoff der Verdickungsschichten des Endosperms sich erweicht und von dem Epithel des Saugorgans aufgesogen wird, dass nur die äusserste Schicht der Endospermzellen (primären Zellhäute) der Aufsaugung und Lösung widersteht und dass sie sämmtlich durch die fortschreitende Oberfläche des Epithels zusammengedrückt und fortgeschoben werden. Dabei wird aber auch das körnige Protoplasma und das fette Oel der Endospermzellen in das Saugorgan gleichzeitig aufgenommen. Alle diese Erscheinungen werden nur dann begreiflich, wenn man annimmt, dass von der Oberfläche des Saugorgans ein Stoff in die umgebenden Zellen des Endosperms diffundirt, der sie auf eine kleine Strecke hin erweicht und endlich auflöst. Die enorme Menge von Zucker, welche sich im Saugorgan, während seiner Thätigkeit beständig findet, ist offenbar eines der Lösungsproducte, welche aus den zerstörten Zellhäuten des Endosperm's entstanden und in den Keim übergegangen sind. — Das im Samenraum bleibende Saugorgan der Gräser[4]) (scutellum) behält seine ursprüngliche Grösse, es wächst nicht in die Samenhöhlung hinein, es verdrängt das Endosperm nicht; dennoch wird dieses vollständig entleert.

1) De Bary: Recherches sur le dévéloppement de quelques champignons parasites in Ann. des sc. nat. 4. série. T. XX. Nr. 1.
2) Schacht: Jahrbücher f. wiss. Botanik III. 442.
3) J. Sachs: Keimungsgeschichte der Dattel: Bot. Zeitg. 1862. p. 241.
4) J. Sachs: Zur Keimungsgeschichte der Gräser: ibidem. p. 145.

Die dünnen Zellhäute bleiben unangetastet, nur die Stärke und das Protoplasma, welche sie enthalten, lösen sich, indem die lösende Thätigkeit vom aufsaugenden Epithel des Schildchens aus, immer weiter sich in den Samenraum hineinverbreitet, bis endlich das leere Zellgewebe des Endosperms zurückbleibt. — Bei dem Ricinuskeim und dem der gemeinen Zwiebel treten zunächst alle übrigen Theile aus dem Samen heraus, bei dem ersteren bleiben nur die beiden blattartigen Cotyledonen, bei dem letzteren nur die Spitze des ersten Blattorgans im Endosperm stecken; in beiden Fällen geht das reichlich vorhandene Fett des Endosperms und die stickstoffhaltige Substanz in die saugende Fläche über, und das Fett lässt sich selbst in den entfernteren Keimtheilen noch in Tropfen sehen. Es ist kein Zweifel, dass alle diese Stoffe aus dem Endospermgewebe in die aufnehmenden Keimtheile übergehen und da dieser Uebergang, dieses Aussaugen genau gleichen Schritt hält mit der Entwickelung des Keims, so geht die Anregung zur Stoffbewegung und zunächst zur Lösung der unlöslichen Endospermstoffe gewiss von dem Keime selbst aus. Es hindert nichts die Annahme, dass ein ganz ähnlicher Vorgang bei den phanerogamischen Schmarotzern stattfindet: wenn man sieht, wie die Stärkekörner aus den Rindezellen der Nährpflanze nur in der Nachbarschaft der Saugwurzeln der Cuscuta verschwinden, so erinnert dies an die Auflösung der Stärke im Endosperm der Gräser unter dem Einflusse des saugenden Schildchens, und auch hier ist die einfachste Erklärung in einer von der Saugwurzel ausgehenden lösenden Thätigkeit zu suchen. Sind die unlöslichen Stoffe, welche der Keim oder der Schmarotzer braucht, einmal gelöst, so wird ein Diffusionsstrom nach den aufnehmenden Organen hin statt finden müssen; denn das aufsaugende Organ übergiebt diese Stoffe den benachbarten Geweben des Keims, wo sie zur Bildung der Organe (Zellhäute und Protoplasma) verwendet, also den Diffusionskräften entzogen werden, dadurch wird das moleculare Gleichgewicht des ganzen Systems beständig gestört, das aufnehmende Organ verliert auf der einen Seite beständig, was es auf der anderen Seite aufgenommen hatte und so muss eine beständige Bewegung der gelösten Molecüle, aus dem umgebenden Nährgewebe nach der aufsaugenden Fläche hin stattfinden.

Wenn nun die aufnehmenden Flächen der Keime mit Endosperm und die der Schmarotzer im Stande sind, die ihnen nächst benachbarten Gewebe sich tributpflichtig zu machen, indem von ihnen irgend eine auflösende Ursache ausgeht, so kann dies unter Umständen auch da geschehen, wo die Wurzeln einer Pflanze sich zwischen anderen Pflanzen, lebenden oder todten, ausbreiten. Die Wurzeln brauchen in diesen Fällen nicht darauf zu warten, bis der Verwesungsprocess die humosen Theile in humussaure Salze, Kohlensäure u. s. w. zersetzt, sondern die Wurzeln selbst können die noch vorhandenen organischen Substanzen möglicherweise als solche auflösen und sich aneignen; so würde sich die sonst unerklärliche Ernährungsweise der Neottia nidus avis, der Monotropa und anderer chlorophyllfreier Nichtschmarotzer erklären, welche ausschliesslich in abgefallenem Laub und überhaupt in Pflanzenresten wachsen; diese Annahme muss selbst bei der Erklärung derjenigen Ursachen berücksichtigt werden, welche es bewirken, dass so viele Pflanzen ausschliesslich auf Torf, oder Haideerde wachsen, oder überhaupt auf einem Boden gedeihen, in welchem beständig frische Pflanzen- und Thierleichen in Zersetzung übergehen, während alter Humus (z. B. in guter Gartenerde) sie nicht zu ernähren vermag.

In einem ähnlichen Verhältnisse, wie der Keim zu seinem Endosperm, steht auch die Knospe zu dem sie producirenden Organ. Wenn die Knospe in der Zwiebel von Allium Cepa sich entfaltet, so nimmt sie die gelösten Stoffe der Zwiebelschuppen in sich auf; wenn dies bei der Tulpe und Hyacinthe geschieht, so müssen die Stärkekörner der Zwiebelschuppen erst gelöst und in Zucker umgewandelt werden, bevor sie in die wachsenden Theile übergehen können. Ebenso müssen die Stärkekörner der Kartoffel sich erst lösen, bevor sie in die sich entwickelnden Knospen zu gelangen im Stande sind. Diese Lösung und Fortführung findet nicht statt, wenn die Knospe ausgebrochen oder abgestorben ist; ist die Knospe lebendig, so hält jener Vorgang gleichen Schritt mit dem Wachsthum derselben; daraus folgt offenbar, dass die Knospe während ihrer Entfaltung einen Einfluss auf das Gewebe der Knolle oder der Zwiebel ausübt, dass von ihr die lösende Wirkung ausgeht und dass ihr Wachsthum selbst die Ursache der Fortführung der Stärke (in löslicher Form als Zucker u. s. w.) ist; und es ist wahrscheinlich, dass eine gleiche Wirkung von jeder Knospe auf den mit Nahrungsstoffen versehenen Stamm ausgeht. Die Zugkräfte, welche die sich entwickelnde Knospe auf ihre Unterlage ausübt, werden sich auch nicht allein auf die organischen Stoffe der letzteren erstrecken, sondern auch die unorganischen Basen und Säuren treffen müssen. So wie Zucker, Stärke, Eiweissstoffe aus den Cotyledonen der Bohne, aus den Knollen der Kartoffel in die Keimknospe und Keimwurzel übergehen, so geht auch ein Theil der unorganischen Stoffe mit über, um in den neu sich bildenden Zellen zeitweilig in andere Formen und andere Verbindungen übergeführt zu werden. Somit würden wir endlich zur Betrachtung der Vertheilung der Stoffe in der Pflanze, und deren Beziehung zur Entwickelung überzugehen haben; wir werden aber auf diesen Gegenstand nicht tiefer eingehen; soweit er die assimilirten Verbindungen, zumal die eigentlichen Wachsthumsstoffe (Kohlehydrate, Fette, Eiweissstoffe) betrifft, wird eine besondere Abhandlung darüber referiren; was aber die Wanderung und Vertheilung der Aschenbestandtheile bei fortschreitender Entwickelung der Pflanze anlangt, so lässt sich nach dem vorliegenden Beobachtungsmaterial kaum irgend etwas Allgemeines von wirklich physiologischem Interesse darüber sagen. Dieser Theil der Wissenschaft ist noch nicht über den Zustand vereinzelter, wenn auch zuweilen sehr werthvoller Thatsachen hinausgediehen und um das Bekannte, da es sich in allgemeine Sätze noch nicht zusammenfassen lässt, hier beizubringen, wäre es nöthig, eben diese Thatsachen einfach zusammenzustellen, was der Raum nicht erlaubt.

Dem Plane dieses Buches gemäss, genügt es in diesem Falle die Literatur zusammenzustellen. Man vergleiche:

Th. de Saussure: Recherches chimiques sur la végét. 1804. Chap. IX; übersetzt von Voigt p. 261 ff.

Rochleder: Chemie und Physiol. der Pfl. 1858. p. 120 ff.

Die beste und wichtigste Arbeit ist die von Rudolf Arendt: Das Wachsthum der Haferpflanze. Leipzig 1859.

Ferner Garreau; Recherches sur la distribution des minérales fixes dans les divers organes des plantes: Ann. des sc. nat. 1860. p. 145 ff.

Anderson bei Liebig: Die Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur nnd Physiologie 1865. II. p. 20 ff.

Verschiedenes in der Zeitschrift »Die landwirthsch. Versuchsstationen« Dresden.

VII.

Wasserströmung.

Siebente Abhandlung.

Die Wasserströmung durch die Pflanze.

§ 56. Ohne Ausnahme bedürfen die Pflanzen des Wassers zu ihrem Bestehen: es giebt den Wasserstoff her für die Erzeugung der assimilirten Stoffe, das Wasser selbst tritt mit ein in die chemische Formel vieler Verbindungen, es ist das allgemeine Lösungsmittel und die Bedingung aller Diffusionsströmungen in dem einzelnen Elementarorgan und von Zelle zu Zelle; ausserdem sind alle lebensthätigen organisirten Gebilde, die Zellhäute, das Protoplasma, der Kern, die Chlorophyllkörner mit Wasser durchtränkt, welches z. Th. zu ihrer molecularen Organisation unentbehrlich ist, und die Hohlräume der lebenden Zellen müssen, um das Gewebe straff und functionsfähig zu erhalten, so viel wässerigen Saft enthalten, dass die Wände dadurch in hohe Spannung versetzt werden. Das zu diesen verschiedenen Zwecken allen Pflanzen nöthige Wasser kann als Vegetationswasser bezeichnet werden: es ist immer nur ein Bruchtheil, wenn auch oft der bei weitem überwiegende Bruchtheil[1]), von dem Gesammtgewicht der lebensthätigen Pflanze. Seine Aufnahme von aussen her schreitet langsam in dem Grade fort, als der Assimilationsprocess und die Volumenzunahme der wachsenden Gewebe es erheischen; die Imbibitionsfähigkeit der organisirten Gebilde und die endosmotische Wirkung der in den Zellsäften gelösten Stoffe liefern die Kräfte, welche dieses Wasser aus der Umgebung in die Pflanze hineintreiben und in dieser selbst weiter vertheilen und verbreiten. Für die untergetauchten Wasserpflanzen, für die Endophyten und subterran lebenden Gewächse wird man mit einem unerheblichen Fehler annehmen dürfen, dass sie sich mit diesem eigentlichen Vegetationswasser begnügen. Selbst die Oekonomie mancher

---

1) Bei Wasserpflanzen nicht selten mehr als $^9/_{10}$ des Lebendgewichts.

Land- und Luftpflanzen ist vermöge besonderer Organisation so eingerichtet, dass sie das zu den genannten Zwecken aufgenommene Wasser innerhalb ihres Gewebes mit grosser Hartnäckigkeit gegen die Verdunstung schützen und das einmal Erworbene in ihrem Leibe festhalten; sie bedürfen daher eines raschen Ersatzes nicht; so ist es bei den für das Leben in der trockenen Wüste geschaffenen Stapelien und Cactus; ebenso bei den epiphytischen Orchideen, die vermöge ihrer Lebensweise grössere Wassermassen nicht aufnehmen können, solche aber auch nur langsam durch Verdunstung verlieren. Auch da, wo keine erhebliche Verdunstung und kein rascher Ersatz des Wassers von aussen her stattfindet, werden dennoch verschiedene Bewegungen des Wassers in den Zellen und durch die Gewebe hindurch stattfinden: so lange chemische Processe und organisatorische Vorgänge an irgend einer Stelle thätig sind, wird das dazu nöthige Wasser aus der Umgebung dorthin diffundiren; auffallend zeigen dies Kartoffeln, Dahlienknollen, Zwiebeln und andere saftige Reservestoffbehälter, welche in trockener Umgebung ihre Knospen entfalten, indem das Wasser in die wachsenden Organe strömt, wird das ältere Gewebe wasserärmer, schlaff; ebenso ist es bei gefällten Baumstämmen, deren Knospen oft genug kräftige Lohden bilden, wobei sie nicht nur die assimilirten Bildungsstoffe, sondern auch das Wasser aus Holz und Rinde entnehmen. Alle diese Bewegungen des eigentlichen Vegetationswassers, werden, indem sie mit dem Verlauf der Organisationsvorgänge verknüpft sind, eine gewisse Regel, ja ein Gesetz befolgen und gewisse Wassermengen werden bald abwärts, bald aufwärts, bald seitlich durch die verschiedensten Gewebe hin sich bewegen, je nach dem jeweiligen Bedarf der wachsenden Wurzeln und Knospen. Aber alle diese Bewegungen des Wassers sind langsam und nicht sehr ausgiebig, die Geschwindigkeit lässt sich unmittelbar messen durch die Geschwindigkeit des Wachsthums und die Ausgiebigkeit ist proportional dem Volumen des sich bildenden Pflanzentheils, der sein Vegetationswasser den benachbarten Organen entzieht.

Fassen wir nun aber solche Pflanzen ins Auge, deren Blätter bei namhafter Flächenausdehnung und zarter Structur geeignet sind, unter dem Einfluss einer warmen Luft und angeregt durch das Licht in kurzer Zeit grosse Volumina von Wasser ausdunsten zu lassen, so kommt zu jenen, mit dem Leben nothwendig verknüpften Wasserbewegungen, noch eine andere weit ausgiebigere und raschere hinzu: Der an den Blättern eingetretene Verlust muss nothwendig gedeckt werden durch die Aufnahme eines gleichen Wasservolumens durch die Wurzel, weil sonst die Gewebe erschlaffen und endlich selbst ihr Vegetationswasser durch Verdunstung verlieren würden. Das zum Ersatz aufgenommene Wasser muss ausserdem mit einer hinreichenden Geschwindigkeit durch den Stamm und die Blattstiele den verdunstenden Blattzellen zufliessen. Wenn eine derartige Pflanze sich in dem üppigen, strotzenden lebensfrischen Zustande befindet, so ist dies bei trockener Luft und starker Beleuchtung, welche beständig grosse Wassermassen aus der Pflanze fortschaffen, nur dann möglich, wenn die Wurzeln eben so viel aufnehmen und durch den Stamm hinauf treiben. Die einfachste Beobachtung zeigt, dass das Wasser, welches auf diese Art durch die Pflanze strömt, binnen kurzer Zeit ein hohes Multiplum des Volumens und Gewichts der Pflanze selbst sein kann, dieser Wasserstrom der den Holzkörper durchsetzt, lässt sich nicht mehr einfach vergleichen mit den langsamen Bewegungen, die gleichzeitig

in derselben Pflanze nach den verschiedensten Richtungen hin stattfinden. Die Wassermassen, welche eine stark transpirirende Pflanze durch die Wurzelflächen einsaugt, die sich wie ein System von Bächen zu grösseren Flüssen in den dickeren Wurzeln vereinigen, die endlich im Hauptstamm zu einem Gesammtstrom zusammenfliessen, der sich dann wieder in die Aeste, Zweige, Blattstiele, endlich in den feinsten Blattnerven vertheilt und als Dampf entweicht, diese Wassermassen betragen nicht selten schon in wenigen Tagen das 10- bis 100fache Volumen des ganzen Pflanzenkörpers. Diese Erscheinung, an sich unsichtbar aber leicht und sicher zu constatiren, ist es, welche wir im Folgenden als »Wasserstrom« durch die Pflanze näher betrachten wollen, und zwar wird es sich vorzugsweise darum handeln, die Kräfte kennen zu lernen, welche das Wasser in die Wurzel treiben, ferner die Einrichtungen, welche das Wasser auf zuweilen sehr bedeutende Höhen zu heben im Stande sind, sodann die Abhängigkeit der Transpiration von äusseren Umständen und endlich das Zusammenwirken dieser Vorgänge während der Vegetation, wodurch verschiedene Zustände der Pflanze herbeigeführt werden; die Kräfte, welche das Wasser in die Pflanze hineinbefördern und die, welche ihr das Wasser rauben, sind nämlich in hohem Grade von einander unabhängig, und je nachdem die eine oder die andere überwiegt, wird das Gewebe überfüllt oder entleert.

a. Auftrieb des Wassers durch die Wurzel.

§ 57. Die Wurzeln nehmen das sie umgebende Wasser oder die Bodenfeuchtigkeit durch Imbibition der Zellwände und durch die endosmotische Wirkung der in den Zellen gelösten Stoffe so lange auf, bis die Gewebe der Pflanze so erfüllt sind, dass eine weitere Aufnahme unmöglich wird. Gewinnt das aufgenommene Wasser irgend einen Abfluss, sei es durch Verdunstung, durch Austritt von tropfbarem Wasser an besonderen Stellen, oder durch Verletzung der leitenden Holzschichten, so kann sich die aufnehmende Thätigkeit der Wurzeln von Neuem geltend machen. Den einfachsten und klarsten Fall bietet uns eine nicht belaubte Holzpflanze; nehmen wir an, sie sei in allen ihren Theilen mit Wasser erfüllt, eine weitere Aufnahme also unmöglich; das Wasser befindet sich in Ruhe, die Wurzel hat wohl das Streben solches noch aufzunehmen, aber sie kann es nicht, weil für das Aufzunehmende kein Raum da wäre. Schneiden wir den Stamm über der Erde quer durch, so rinnt, wenn die Pflanze mit einer sehr thätigen Wurzel versehen ist (Rebe, Birke, Ahorn) aus den durchschnittenen Gefässen ein Quantum Wasser aus; der im Gewebe herrschende Druck, welcher die Aufnahme durch die Wurzel hinderte, nimmt ab, die Wurzel kann ebenso viel als bereits ausgelaufen ist, aufnehmen; es bildet sich plötzlich, veranlasst durch die Verwundung, ein Wasserstrom durch den Wurzelstock: die aufsaugenden Wurzeln können ihr Streben, Wasser aufzunehmen, nun beständig realisiren, indem ebenso viel, als sie unten einnehmen, oben am Querschnitt ausfliesst. Vor der Verwundung war die Thätigkeit der Wurzel, sagen wir kurz die Wurzelkraft, als blosses Streben, als Spannkraft vorhanden, nach der Verwundung macht sie sich als lebendige Kraft geltend. Wie gross diese Spannung vor der Verwundung gewesen sein musste, d. h. welchen Widerstand die bereits erfüllten Gewebe der Druckkraft der Wurzel entgegensetzen mussten, um ihr

das Gleichgewicht zu halten, lässt sich anschaulich machen, wenn wir die Ausflussöffnungen des Querschnitts einem sich so lange steigernden Drucke von oben her aussetzen, bis jeder weitere Ausfluss aufhört, also auch die Wurzel aufhört, Wasser aufzunehmen und emporzutreiben. Dieser, der Wurzelkraft das Gleichgewicht haltende Druck, ist je nach der Natur und dem Zustand der Pflanze sehr verschieden; von einigen Zoll Quecksilberhöhe bis zu mehr als einem Atmosphärendrucke wechselnd; ein dem Stammquerschnitt aufgesetztes Manometerrohr mit Quecksilber gefüllt, kann die Stelle des weggeschnittenen Gipfels der Pflanze einnehmen; sobald der Stand des Quecksilbers im Rohr einen gewissen Druck erreicht, hemmt er den Ausfluss aus dem Holzquerschnitt, die Wurzel hört auf Wasser aufzunehmen, ihre vorhin lebendige Kraft hat sich wieder in Spannkraft umgesetzt, wie anfangs, als die Pflanze unverletzt war; der Quecksilberstand zeigt uns, welchem Drucke damals die Säfte im Inneren der Pflanze unterlagen; statt des Quecksilberdruckes brauchen wir nur noch die elastische Rückwirkung der gespannten Zellhäute im weggeschnittenen Gipfeltheil zu substituiren, um im Allgemeinen ein Bild von dem inneren Zustand der Pflanze vor der Verwundung zu erhalten.

Die Thätigkeit der Wurzel, welche ich als Wurzelkraft bezeichnete, ist das Resultat eines complicirten Zusammenwirkens einfacherer Kräfte, welche von dem Organisationszustand, der Temperatur, der umgebenden Flüssigkeit und von periodisch wechselnden, unbekannten Verhältnissen abhängen; der im Inneren der Pflanze herrschende Druck wird also nach Maassgabe dieser Einflüsse schwanken, ebenso wie der Quecksilberstand eines dem Wurzelstock aufgesetzten Manometers schwankt. Ist aber am Gipfel der Pflanze eine Transpirationsfläche vorhanden, so wird, bei gleichbleibender Wurzelkraft die Spannung im Inneren abnehmen, wenn die Transpiration zunimmt und umgekehrt; ist daher einem Aste der Pflanze ein Manometer aufgesetzt, während ein anderer Ast transpirirt, oder abgeschnitten blutet, so wird der Stand des Quecksilbers in jenem den in der Pflanze herrschenden Druck angeben, der im einfachsten Falle proportional ist dem Ueberschuss der Aufnahmsgeschwindigkeit der Wurzel über die Entleerungsgeschwindigkeit durch die transpirirenden Blätter; die Schwankungen des Quecksilberstandes sind in diesem Falle das Resultat bald aus der alleinigen Schwankung der Wurzelkraft oder der Transpiration, bald beider gleichzeitig. Liegt zwischen der aufnehmenden Wurzel und dem das Manometer tragenden Querschnitt ein merklich hohes Stammstück, so kann der Manometerstand nicht mehr ohne merklichen Fehler der Wurzelkraft gleichgesetzt werden, denn in diesem Falle hat die Wurzel ausser dem Quecksilberdruck des Manometers noch einem anderen Drucke das Gleichgewicht zu halten; das in den Stammtheilen befindliche Wasser (Saft) ist schwer und drückt abwärts und dieser Druck ist der Höhe der drückenden Wassersäule, also ungefähr der senkrechten Entfernung zwischen aufnehmender Wurzel und Manometeransatz, proportional: um den Werth der Wurzelkraft zu finden, muss also (abgesehen von anderen Umständen) der Manometerstand um den auf Quecksilber reducirten Druck jener Saftsäule vermehrt werden. Aus diesem Grunde zeigen auch die in verschiedenen Höhen derselben Pflanze aufgesetzten Manometer um so geringere Quecksilberstände, je höher sie angebracht sind und daraus folgt, dass auch die in verschiedenen Höhen gelegenen Gewebetheile einen um so geringeren Wurzeldruck



erfahren, je höher sie liegen[1]). Ist der Gipfel einer Pflanze so hoch über der Wurzel, dass die im Stamm befindliche Saftsäule allein schon hinreicht der Wurzelkraft das Gleichgewicht zu halten, so wird ein dort aufgesetztes Manometer keinen Druck anzeigen und ein dort befindliches Gewebe keinen solchen erfahren; liegt aber der Gipfel der Pflanze noch höher, so übt der Wurzeldruck auf diese Gipfeltheile keinen Einfluss mehr und diese müssen ihren Wasserbedarf selbst aus den tieferliegenden Theilen emporsaugen.

Nehmen wir z. B. an, die Wurzelkraft einer Pflanze sei hinreichend, eine Saftsäule von 10 Fuss Höhe emporzutreiben, die Pflanze sei aber nur 6 Fuss hoch; so wird, wenn wir von allen Nebenumständen absehen, der Ueberschuss von Wurzelkraft, der im Stande wäre die Saftsäule noch um 4 Fuss höher zu treiben, als Spannung vorhanden sein. Eine in diesem Zustand befindliche Pflanze kann entfernt verglichen werden mit einem elastischen oben geschlossenen Rohr, in welches von unten her durch eine Druckpumpe Wasser hinaufgepresst wird; ist das Rohr gefüllt, und die Elasticität und Festigkeit seiner Wand hält der Kraft der Druckpumpe das Gleichgewicht, so erfährt jeder Punct der Rohrwandung einen Druck, welcher gleich ist dem der Druckpumpe vermindert um die Höhe des Wasserdrucks für den gegebenen Punct.

Nehmen wir in einem anderen Falle an, die Wurzelkraft sei abermals im Stande eine Saftsäule von 10 Fuss emporzupressen, die Pflanze sei aber 15 Fuss hoch, so wird in allen Organen oberhalb 10 Fuss kein Wurzeldruck mehr sich geltend machen; die Organe, welche in einer Höhe von 10—15 Fuss liegen, werden das für sie nöthige Wasser durch andere Kräfte aufnehmen müssen, z. B. durch Imbibition und Endosmose; sie werden den in einer Höhe von 10 Fuss im Stamm befindlichen Saft wie ein Reservoir benutzen, aus welchem sie durch ihre eigenen Kräfte das Wasser noch um 5 Fuss höher heben. Den einfachsten Ausdruck dieses Verhaltens finden wir, wenn wir uns ein verticales Rohr denken, in welches man von unten her Wasser bis zu 10 Fuss Höhe hinaufdrückt; an dem 10 Fuss hohen Wasserniveau denken wir uns ferner eine Saugpumpe angebracht, welche das hier stehende Wasser noch um 5 Fuss höher hebt.

Die grösste von Hales beobachtete Höhe, bis zu welcher der Wurzeldruck den Saft emporschiebt, war 36 Fuss; nach Jamin soll die Imbibition des Holzes 4—6 Atmosphärendrücken das Gleichgewicht halten können, d. h. im Stande sein, das Wasser durch Imbibition auf 150—180 Fuss Höhe zu heben; es würde also durch diese beiden Kräfte das Wasser auf ungefähr 200 Fuss Höhe in den Gipfel eines Baumes hinaufgehoben werden können, was für alle Fälle hinreicht; es ist aber kein Grund zu der Annahme vorhanden, dass die Wurzelkraft höchstens 36 Fuss Wasser heben könne, sie könnte ja auch grösserer Wirkungen fähig sein. Jene Druckhöhe wurde am Weinstock beobachtet; es liegt die Möglichkeit vor, dass die Wurzelkraft solcher Bäume, welche 150—200 Fuss hoch werden, eine entsprechend grössere sein könnte.

---

1) Brücke: Pogg. Ann. 63. 1844; Hofmeister Flora 1862. p. 118 und sonst; nach Letzterem ist die Aenderung am Stand des Manometer durch die Schwierigkeiten der Wasserbewegung im Holze (der Rebe) verlangsamt. Aus Obigem erklärt sich auch, warum ein Manometer fällt, wenn ein höher liegender Ast desselben Stammes durchschnitten wird und blutet (Hales, Statical essays 38. Experiment).



Das Bluten abgeschnittener eingewurzelter Stämme wurde vielfach als eine Eigenthümlichkeit einer geringen Zahl von Pflanzen betrachtet, in denen man sie nur im Frühjahr vorhanden glaubte. Schon die Beobachtungen an den reichlich Saft liefernden Lianen tropischer Länder, die Gewinnung des Palmensaftes aus Wunden ihrer Stämme, die Gewinnung des Saftes der Agaven u. s. w. musste zeigen, dass die Erscheinung eine weitverbreitete und nicht an eine bestimmte Jahreszeit gebunden ist. Hofmeister hat gezeigt, dass auch die Stauden und krautartigen Pflanzen unserer Gegenden und zwar zu jeder Zeit bluten können. Wenn an reich belaubten Pflanzen kein Saftausfluss zu beobachten ist, sogar eine Wasserarmuth ihres Gewebes sie dazu treibt, durch Schnittwunden Wasser zu imbibiren, so folgt daraus nicht, dass diesen Pflanzen zu dieser Zeit die Wurzelkraft fehlt, sondern die dadurch in die Pflanze geschaffte Wassermasse braucht nur kleiner zu sein als der Transpirationsverlust, woraus von selbst eine gewisse Wasserarmuth der Gewebe folgt. Wenn man auf den decapitirten Wurzelstock einer belaubten Pflanze ein Manometer setzt, so kann anfangs Wasser aus diesem eingesogen werden, wenn das Gewebe durch Verdunstung wasserarm war, später aber, wenn sich das Gewebe völlig mit Wasser gesättigt hat, wird das von der Wurzel neu aufgesogene hinaufgepresst und erst jetzt ist man im Stande die Wurzelkraft zu messen. Dieser Umstand wird überall berücksichtigt werden müssen, wo man das Dasein der Wurzelkraft experimentell constatiren will. Ein Gefäss mit einem Zufluss- und einem Abflussrohr braucht nicht nur deshalb leer zu sein, weil der Zufluss aufgehört hat, sondern es kann leer sein, weil der Abfluss über den Zufluss überwiegt.

α) Die Ausflussvolumina an Wurzelstöcken unterliegen natürlich allen den Schwankungen, welche die Wurzelkraft je nach Temperatur, Bodenfeuchtigkeit, Organisationszustand der Wurzel u. s. w. erfahren kann. Die folgenden Angaben haben daher zunächst nur den Zweck, eine ungefähre Vorstellung von der Ausgiebigkeit der Leistung der Wurzelkraft zu geben. — Nach Alexander v. Humboldt[1]) schneidet man in Mexico das Herz der Agave americana vor der Streckung des Blüthenstammes aus; in der erweiterten beckenförmigen Wunde sammeln sich in 24 Stunden gewöhnlich 200 Kubikzoll Saft, davon am Tage $^5/_8$, bei Nacht $^3/_8$; am Vormittag $^2/_8$, Nachmittag $^3/_8$. Eine sehr kräftige Agave giebt selbst 375 Kubikzoll; dies dauert 4—5 Monate, so dass eine Pflanze bis 45—50,000 Kubikzoll Saft liefert, der gegohren als »Pulque« getrunken wird; nach C. Sartorius[2]) giebt eine grosse Agave täglich 8 Flaschen Saft, 4—5 Monate lang: im 2. Monat ist der Saftertrag am stärksten, der Saft ist molkenartig trüb. Adams[3]) erhielt aus dem Stock einer decapitirten Rosa rubiflora in 40 Minuten eine Unze Saft (im Juli) und 34 Unzen in einer Woche. Nach Schleiden gab ein 5 Fuss hoch über der Erde abgeschnittener Rebstock von $^1/_2$ Zoll Durchmesser binnen 7 Tagen (April und Mai) über 9 Pfund Saft. Aus den Tabellen zu Hofmeisters Abhandlung, Flora 1862, ist hier einstweilen Folgendes zu entnehmen: aus dem abgeschnittenen Stammstumpf von Urtica urens, dessen Wurzelvolumen = 1350 Kub. Mill. war, floss in 99 Stunden 3025 K. Mill. Saft, bei einem anderen Exemplare mit einem Wurzelvolumen von 1450 K. Mill. erhielt er in $39^1/_2$ Stunde 11260 K. Mill. Saft; Solanum nigrum gab aus einem Wurzelstock von 1900 K. Mill. in 65 Stunden 4275 K. Mill. Saft; Phaseolus multiflorus mit einem Volumen von 2300 K. Mill. lieferte in 49 Stunden 3630 K. Mill. Saft; Brassica oleracea mit einem Volumen von 1100 K. Mill. lieferte 2210 K. Mill. Flüssigkeit in 76 Stunden; Helianthus annuus von 3370 K. Mill. gab 5830 K. Mill. in 145 Stunden. Meine von Hofmeister a. a. O. mitgetheilten Beobachtungen geben weit grössere Ausflussmengen für Solanum tuberosum, Helianthus annuus und Silybum marianum, leider versäumte ich das Wurzelvolumen zu bestimmen.

Alle diese Angaben zeigen, dass die ausgeflossene Saftmenge nicht etwa in der Pflanze schon vorhanden war, vielmehr musste das während der Beobachtungszeit ausfliessende

1) Neu-Mexico u. s. w. Buch IV. Cap. IX. und Meyen Physiol. II. 85.
2) Mexico p. 37 und p. 283.
3) Bei De Candolle Physiol. (Origin.) I. p. 91.

Wasser erst durch die Wurzeln aufgenommen werden; es fand demnach ein continuirlicher Wasserstrom statt, der die Wurzeln und den unteren Stammtheil bis zum Querschnitt durchfloss.

β) Die Grösse der Wurzelkraft und ihre Schwankungen werden seit Hales durch Manometer gemessen, denen man die Form Fig. 21 geben kann; es ist gut den Raum *a b* im ersten und zweiten Schenkel mit Wasser zu füllen, damit die Sauerstoffaufnahme aus der in *a b* vorhandenen Luft, die nicht ausbleibt, keine Druckschwankungen veranlasse; die Wurzelkraft wird durch die Quecksilbersäule vom Niveau *b* bis zum Niveau *c* gemessen, und je nach Umständen corrigirt. Die Pflanze kann für die bequemere Beobachtung in einem Blumentopf erwachsen (nicht frisch versetzt) sein; der erste Schenkel *a* des Glasrohrs wird durch einen Kautschukschlauch *q* auf dem Stammstück *p* befestigt. Für geringere Druckkräfte, zumal bei Beobachtung der Schwankungen derselben ist es besser ein senkrechtes einfaches Glasrohr aufzusetzen, welches oben mit einer feinen Oeffnung versehen ist, um die Abdunstung zu mindern. Es folgen zunächst einige der höchsten an verschiedenen Pflanzen beobachteten Druckhöhen: Hales[1]) setzte mehrere Glasröhren senkrecht übereinander auf einen Rebenstumpf und sah den Saft darin auf 21 Fuss Höhe steigen, bei einem Versuch mit dreischenkeligem Manometer hielt der ausquellende Saft einer Quecksilbersäule von 32½ Zoll, d. h. einer Wassersäule von 36 Fuss 5⅓ Zoll das Gleichgewicht. — Nach Hofmeister[2]) hielt der aus dicht über der Erde abgeschnittenen Wurzelstöcken folgender Pflanzen ausquellende Saft folgenden Quecksilberhöhen das Gleichgewicht:



Fig. 21.

1) in Erde eingewurzelt:

Atriplex hortensis	65	Mill. Quecks.
Chrysanthemum coronar. . .	14	» »
Digitalis media	461	» »
Papaver somnif.	212	» »
Morus alba	12	» »

2) ausgehobene in Wasser gestellte Wurzeln:

Digitalis media	30	Mill. Quecks.
Sonchus oleraceus	24	» »
Chenopod. album	16	» »
Papaver somnif.	11	» »
Petunia nyctaginifl.	7	» »
Pisum sativum (Keimpflanze) .	31—25	» »

Aus Hofmeister's späterer Abhandlung (Flora 1862) entnehme ich noch folgende Maximalwerthe der von dem ausquellenden Saft gehobenen Quecksilbersäulen, an Pflanzen, welche in Blumentöpfen eingewurzelt waren:

Phaseolus nanus	46	Mill. Quecks.
ditto	57	» »
Phas. multiflorus am Ende der Keimung . .	87	» »
ditto	159	» »
Urtica urens	354	» »
ditto	247	» »
ditto	283	» »
Vitis vinifera, nahe der Wurzel abgeschnitten	731	» »

1) Statical essays 1731. p. 109 und 113.

2) Ber. der K. Sächs. Gesellsch. der Wiss. 1857. p. 156.

an einem anderen Aste zeigte das Manometer 804 Mill. Quecksilberdruck, was beinahe 33 Fuss Wasser entspricht.

γ) Der Sitz der den Saft emportreibenden Kraft ist in den wachsenden, Wasser aufsaugenden Wurzeln zu suchen; dass der Stamm dabei unbetheiligt ist, folgt schon daraus, dass die Druckkraft cet. parib. grösser ist, wenn jener bis zum Wurzelhals abgeschnitten wird, dass also die Gegenwart des Stammes ein Hinderniss für die aufwärts pressende Kraft der gesammten Wurzel darstellt; eine mit ihrem organischen Endtheil im Boden befindliche Wurzel, deren oberes, aus dem Boden gehobenes Ende mit einem Manometer versehen ist, treibt den Saft selbständig empor, wie zuerst von Dutrochet (Mem. I. 393), beobachtet, von Hofmeister[1]) bestätigt wurde. Der Letztere verlegt den eigentlich thätigen Theil der Wurzel an die noch jungen, der Spitze nahen, in lebhafter Streckung und Gewebespannung begriffenen Stellen (Flora 1862. p. 174), es steht dies nach ihm in Zusammenhang mit der Thatsache, dass Wurzeln nur so lange kräftig functioniren, als sie kräftig wachsen. Wir werden unten näher auf das Zustandekommen der »Wurzelkraft« eingehen, hier genügt es einstweilen hervorzuheben, dass der Gesammteffect, den man am Querschnitt einer Hauptwurzel oder des Wurzelhalses wahrnimmt, sich aus den Thätigkeiten jener jüngeren, in Wachsthum befindlichen Wurzeltheile summiren kann und dass mit der Anzahl und Länge der thätigen Wurzelstücke die Gesammtwirkung also sich steigern kann (ob sie sich steigern muss, hängt von der Natur der hier mitwirkenden Einrichtungen ab). Verschiedene Erscheinungen bestätigen die Annahme Hofmeister's; so die Tropfenausscheidung an den ersten Blattspitzen der Gramineenkeimpflanzen; diese Tropfen erscheinen, sobald die Blattknospe sich über dem Boden zeigt; wenn die jungen Wurzeln in warmem Boden rasch wachsen und schnell Wasser aufsaugen, aber die Verdunstungsfläche zu klein ist, um den Ueberschuss zu entfernen, so wird vermöge des von den Wurzeln ausgehenden Druckes ein Theil des Wassers an geeigneten Stellen in Form von Tropfen hinausgepresst. Ein ähnliches, auf dem »Wurzeldruck« beruhendes Phaenomen ist die Tropfenausscheidung bei Pilobolus crystallinus[2]); die Stielzelle und das Sporangium scheiden Wassertropfen aus, zumal bei Erwärmung; dies ist nur möglich, wenn der Saftdruck in diesen Zellen den Filtrationswiderstand der Wandung überwindet; diese Zellen aber beziehen ihr Wasser aus der einen, aber verzweigten Wurzelzelle des dreizelligen Pilzes, diese Wurzelzelle muss das Wasser, welches sie oben an die Stielzelle abgiebt, also mindestens unter gleichem Druck von aussen aufnehmen. Aehnliches bietet nach Fresenius Mucor mucedo; an Pilzrasen auf schimmelnden Flüssigkeiten sind derartige Tropfenabscheidungen häufig und auf demselben Grunde beruht gewiss auch das Thränen des Merulius (Hofmeister).

§ 58. **Die Wurzelkraft.** Wir setzen wie bisher voraus, eine mit dem Boden verwachsene Wurzel sei am Wurzelhals dicht über dem Boden abgeschnitten; der Boden ist feucht und warm, die Wurzel befindet sich in den günstigsten Verhältnissen und ist in lebhaftem Wachsthum begriffen; der Stammquerschnitt ist durch ein aufgesetztes mit Wasser gefülltes Rohr vor Verdunstung geschützt; alle Zellwände des Pflanzenstockes sind mit Wasser gesättigt, die Zellenlumina prall mit Wasser gefüllt, das Gleichgewicht zwischen dem gespannten Zellinhalt und der Elasticität der Haut ist überall hergestellt. Bei diesem Zustande der Pflanze wird von den Wurzeln dennoch Wasser aufgenommen und durch die erfüllten, unter Spannung stehenden Zellen hinaufgetrieben, so dass es selbst noch mit einem Ueberschuss von Druckkräften am Querschnitt ausquillt. Jeder Gedanke an eine Saugung von oben her fällt weg[3]) und wir legen uns nun die Frage

1) Sitzungsber. der K. Sächs. Gesellsch. d. W. 1857. p. 153.

2) F. Cohn: Verh. der Leopoldina Bd. 15. Abth. I. 519.

3) Bei dieser Fassung der Frage fällt natürlich jeder Gedanke an den Druck der Atmosphäre, welcher das Wasser durch die Wurzelflächen ins Innere und aufwärts treiben könnte, voll-

vor, wie kommt unter den genannten Umständen die emportreibende Kraft zu Stande. Die Antwort auf unsere Frage liefert der Schlusssatz, zu welchem Hofmeister durch seine tiefeindringenden Arbeiten gelangte[1]: »Das Thränen beruht darauf, dass ein Theil der durch Imbibition der Zellhäute und durch Endosmose des Zellinhalts aus dem Boden genommenen Flüssigkeit, durch den Druck, welchen die Spannung der Parenchymzellwände und die endosmotische Ueberfüllung der Zellräume auf das gesammte Gewebe der Wurzel üben, in deren Gefässe hineingepresst wird«. Mit der Darlegung der Gründe Hofmeister's für diesen Satz bin ich nicht überall einverstanden; eine sorgfältige Darstellung der Differenzen würde aber zu Erörterungen führen, die hier zu viel Raum kosten. Ich ziehe es daher vor, meine Ansicht auszusprechen mit der ausdrücklichen Bemerkung, dass sie sich aus dem Gedankengange Hofmeister's hervorgebildet hat[2].

Ich gehe von der Annahme aus, dass jede Haut, welche für Wasser auf endosmotischem Wege durchdringbar ist, auch unter einem bestimmten Drucke filtrationsfähig sein muss, und dass der Filtrationswiderstand verschiedener Häute verschieden ist. Stellt nun Fig. 22 ein kurzes Stück einer die Druckkraft erzeugenden Wurzel, die wir hier in schematischer Einfachheit betrachten, vor; sind *A A* die aufnehmenden Rindezellen, aussen von Wasser umgeben, *B* ein fortleitendes Gefäss, so folgt aus dem in Anfang dieses Paragraphen angenommenen Zustand des Wurzelstockes, dass die Zellen *A A* eine hohe Spannung ihres Inhalts gegen die Haut darbieten; auf jedes Flächenelement der Haut *a b* wirkt derselbe Druck. Dieser Druck wird erzeugt durch die endosmotische Wirkung des Zellinhalts auf das umspülende Wasser; das Letztere dringt so lange in den Raum *A* ein, bis der endosmotischen Anziehung durch die rückwirkende Elasticität der Zellhaut, die bei der Volumenzunahme des Inhalts sich immer mehr spannt, das Gleichgewicht gehalten wird. Denselben Druck, den jedes Flächenelement *a b* von innen her erfährt, übt es selbst nach innen

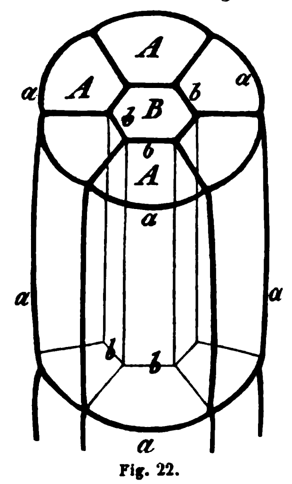


Fig. 22.

ständig weg, da ja derselbe Druck auf dem Querschnitt lastet, sich selbst also das Gleichgewicht hält: vergl. J. Böhm: Sitzungsber. der Kais. Akad. der Wiss. Wien 1863. 18. Juni.

1) Flora 1862. p. 175.

2) Hofmeister hat das Verdienst, die Frage, um welche es sich hier handelt zuerst richtig ins Auge gefasst und die entscheidenden Thatsachen zu ihrer Beantwortung zusammengestellt z. Th. selbst entdeckt zu haben. Die früheren Arbeiten über die »Ursache des Saftsteigens« leiden meist an einer gründlichen Vermengung ganz discreter Dinge (Wurzelthätigkeit und Verdunstung): Dutrochet Mém. I. p. 395; Dassen in Froriep's Notiz. 1846. Bd. 39. p. 129. Mit der Frage, wie es möglich ist, dass das Wasser bis in den Gipfel der höchsten Bäume gelangt, hat unsere gegenwärtige Betrachtung nichts zu thun; es ist unwahrscheinlich, dass die Wurzelkraft eine solche Grösse erreicht, um das Wasser durch einen 200 Fuss hohen Stamm bis in den Gipfel emporzupressen; hier kommt es aber auch nur darauf an, die wirklich beobachtete Wurzelkraft, mag sie noch so klein sein, zu begreifen, nicht ihre Hinlänglichkeit für die Pflanze darzuthun.

hin aus. Dieser Zustand der Turgescenz ist hier wie überall nur deshalb möglich, weil die endosmotisch durchdringbare Haut trotz des hohen Druckes, unter welchem sie steht, kein Wasser ausfiltriren lässt; denken wir uns die Zellwand *a b* durch Frost getödtet, so verliert sie diesen Filtrationswiderstand und das von innen her drückende Wasser quillt durch die erweiterten Molecularporen heraus. Allein der Filtrationswiderstand auch der lebenden Zellwandung hat seine Grenze, denn durch jede noch so dichte Haut kann man bei hinreichend hohem Druck Wasser pressen. Denken wir uns nun in den hoch gespannten Zellen *A* eine endosmotische Kraft thätig, welche trotz des nach aussen wirkenden Druckes im Stande ist, Wasser ins Innere der Zelle zu befördern, so wird der Druck im Inneren noch gesteigert, es muss endlich ein Moment eintreten, wo der Filtrationswiderstand der Haut nicht mehr hinreicht, den Austritt des Wassers zu hindern. Nehmen wir nun den einfachsten Fall derart an, dass die Hautstücke *a* und *b* gleich organisirt sind, so wird, wenn durch *a* auf endosmotischem Wege ein Wasservolumen eindringt, ein Theil der Zellflüssigkeit sowohl durch *a* als durch *b* hinausgepresst werden; es muss sich ein Zustand herstellen, wo immerfort gerade so viel hinausfiltrirt, als durch endosmotische Kraft eindringt. Aber wir dürfen zum Zweck der Erklärung ein günstigeres Organisationsverhältniss voraussetzen; wir dürfen annehmen, dass der Filtrationswiderstand der äusseren Haut *a* weit grösser sei, als der von *b*. Wenn nun durch *a*, vermöge der endosmotischen Anziehung der Inhaltsstoffe, ein Wasservolumen *v* eintritt, so wird ein gleiches Volumen bei *b* hinausgepresst werden müssen, weil wir annehmen, dass der Druck im Inneren der Zelle so hoch gesteigert ist, um den Filtrationswiderstand von *b* zu überwinden. Was in der einen Zelle *A* geschieht, wird aber in den fünf anderen ebenso geschehen; es wird daher durch die sechs Wandstücke das Wasservolumen 6 *v* in das leitende Gefäss hineingepresst. Ist das Gefäss *B* durchschnitten und offen, so läuft das hineingepresste Wasser hinaus; lastet aber auf dem Querschnitt von *B* ein Druck, so wirkt dieser durch die Flüssigkeit fortgepflanzt auf die Wände *b b b* und summirt sich mit dem Filtrationswiderstande derselben; sobald diese Summe gleich wird der Grösse der endosmotischen Kraft, welche das Wasser bei *a* hineinzieht, hört die weitere Aufnahme und die weitere Hinauspressung bei *b b* auf. Die manometrischen Versuche zeigen, dass der Druck, welcher auf *B* lastend den Stillstand endlich herbeiführt, oft ein sehr hoher sein kann, dass also die Druckkraft in den Zellen *A*, welche durch die endosmotische Anziehung des äusseren Wassers hervorgerufen wird, eine noch höhere sein muss, da sie nicht nur dem Manometerdruck, sondern auch dem Filtrationswiderstand von *b b* das Gleichgewicht zu halten hat.

Der geschilderte Vorgang der Wasseraufnahme in ein vollständig mit Wasser gesättigtes Zellensystem wird also verursacht, durch die endosmotische Anziehung des Zellinhalts auf das umgebende Wasser, während der dadurch erzeugte Druck im Inneren der aufnehmenden Zellen ein dem aufgenommenen gleiches Volumen in das leitende Organ hinauspresst, wobei angenommen wird, dass der Filtrationswiderstand nach aussen hin bedeutend grösser ist als nach innen d. h. gegen das leitende Gefäss hin. Ein in dieser Hinsicht günstigeres Verhältniss wird aber erzielt, wenn zwischen *a* und *b* in radialer Richtung fortschreitend mehrere tangential ausgespannte Zellwände liegen wie in Fig. 23. Nehmen wir an, die endosmotischen Einrichtungen seien derart, dass die gegen *b* hin wir-

kende Resultante in $A'' > A' > A$ ist; dann wird das durch a von aussen her endosmotisch aufgenommene Wasser von a' nach A' befördert, und durchdringt endlich vermöge der in A'' thätigen, endosmotischen Anziehung die Wand a''. Nehmen wir ferner an, der Filtrationswiderstand[1]) von $a > a' > a'' > b$. In jeder dieser Zellen A, A', A'' stellt sich ein Spannungszustand zwischen Inhalt und Haut ein, wodurch das Streben entsteht, den Saft durch die Wände hinauszupressen; dieses Streben aber unterstützt in unserem Falle die endosmotische Bewegung; denn weil der Filtrationswiderstand von a grösser als der von a', so wird der Druck in der Zelle A die Flüssigkeit leichter durch a' als durch a befördern, zugleich ist aber auch die endosmotische Kraft thätig, um die Flüssigkeit von A nach A' zu fördern, also in gleichem Sinne; ebenso ist es in Zelle A' und A''. Die in der Zelle A'' herrschende Spannung strebt einen Theil der endosmotisch eingedrungenen Flüssigkeit durch die Wände hinauszupressen; bei b ist nur eine Wand, welche einen Filtrationswiderstand leistet; bei a'' kann aber nur dann etwas hinausfiltriren, wenn ebenso viel aus der Zelle A bei a' hinausgeht, und dies ist wieder nur möglich, wenn aus der Zelle A ebenso viel durch a hinausgepresst wird; zudem steigen unserer Annahme gemäss, die Filtrationswiderstände von a bis b; es wirken daher verschiedene Umstände zusammen, um die Filtration aus A'' nach aussen hin zu erschweren, sie aber nach B hin möglich zu machen.

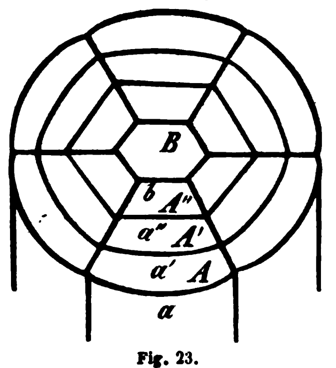


Fig. 23.

Um die endosmotisch wirkende Kraft, welche das Wasser von aussen her nach A, A', A'' einzutreten zwingt, begreiflich zu finden, muss man annehmen, dass in diesen Zellen gelöste Stoffe vorhanden seien, welche eine grosse Anziehung zum Wasser haben; trotzdem braucht die nach B hinausgepresste Flüssigkeit von diesen in A, A', A'' enthaltenen gelösten Stoffen nur wenig, selbst nichts zu enthalten; bei der Filtration einer Lösung durch eine engporige Haut machen sich die Molecularkräfte der letzteren gegen Wasser und Substanz verschieden geltend; die Molecularporen der Haut können das Wasser bei der Filtration leichter und rascher durchlassen als den gelösten Stoff, wie dies in der That aus den Forschungen von Willibald Schmidt[2]) hervorgeht; und die neueren Beobachtungen Graham's führen zu dem Schluss, dass die gelöste Substanz bei der Filtration durch eine Zellwand um so weniger hindurchgehen wird, je mehr sie und die Wand den colloidalen Charakter an sich tragen. Endlich ist hier ein drittes Moment, welches bisher nicht in Betracht gezogen wurde hervorzuheben: die Mitwirkung des Protoplasmaüberzugs der Zellwand; der Protoplasmaschlauch lässt im Leben keine Farbstoffe durch seine Substanz diffundiren, man darf annehmen, dass er auch viele andere endosmotisch wirksame Stoffe nicht oder nur schwierig durch sich hindurchgehen lässt. Wenn also durch den in der Zelle

1) Dieselbe Annahme wurde zuerst von Hofmeister a. a. O. p. 138 gemacht.

2) Pogg. Ann. Bd. 99. p. 17. Diese von W. Schmidt festgestellte Thatsache ist zuerst von Hofmeister für die Erklärung der geringen Concentration des aus Pflanzenstöcken blutenden Saftes benutzt worden. Ferner W. Schmidt in Pogg. Ann. Bd. 114. p. 337.

A'' herrschenden Druck das Wasser durch *b* hinausgepresst wird, so wirken verschiedene Ursachen zusammen, um die darin gelösten Stoffe zurückzuhalten. In der That zeigen die Analysen des unter Wurzeldruck ausfliessenden Saftes einen überaus geringen Substanzgehalt [1]).

Die Gewebespannung zwischen activ ausdehnbaren und passiv dehnsamen Schichten wird von Hofmeister als ein wesentlich mitwirkendes Moment bei dem Zustandekommen der Wurzelkraft betrachtet; ich gestehe aber, dass es mir nicht gelingt, aus der Spannung, welche zwischen Parenchym einerseits und der Epidermis und den Gefässbündeln anderseits besteht, die von Hofmeister angegebene Wirkung herzuleiten.

Es ist selbstverständlich nicht zu erwarten, dass man das complicirte Zusammenwirken der den Wurzeldruck erzeugenden Kräfte an einem künstlichen Apparate in sämmtlichen Einzelnheiten wird nachahmen können; es genügt, die Vorgänge zu analysiren und sie in ihren einzelnen Momenten auf bekannte Diffusionsgesetze zurückzuführen; zumal die quantitativen Verhältnisse (Ausflussmenge, Grösse der Druckkraft, Concentration der austretenden Flüssigkeit) darf man bei einem Versuch mit künstlichen Apparaten nicht so, wie an der Pflanze selbst, wiederzufinden hoffen, worüber ich mich § 48 bereits ausgesprochen habe. Wenn man bedenkt, dass die Pflanze mit lebenden Zellen von mikroskopischer Kleinheit, von künstlich gar nicht nachzuahmender Anordnung arbeitet, so ist es schon ein überraschendes Ergebniss, dass es Hofmeistern gelang (a. a. O.) durch Zusammenfügung von Glasröhren, Reispapier und Gummilösung einen Apparat herzustellen, der die wesentlichsten Erscheinungen eines blutenden Wurzelstockes in schematischer Einfachheit nachahmt. Der von ihm angegebene Apparat ist indessen einer noch weiter gehenden Vereinfachung fähig. Fig. 24 *gg* ist ein kurzes weites Glasrohr; bei *a* ist eine Schweinsblase sehr festgebunden; dann wird Zucker- oder Gummilösung *Z* eingefüllt und das Pergamentpapier *b* übergebunden. Endlich stülpt man eine Kautschukkappe *K* über das Ende bei *b* und bindet sie sehr fest; diese Kappe kann der Haut *b* dicht aufliegen; die Kautschukkappe hat ein Rohr, in welches man den kurzen Schenkel des Glasrohrs *r* befestigt. Das Glasrohr *r* bleibt leer, lufthaltig; der Apparat wird in der angegebenen Weise unter Wasser gelegt, so dass das Rohr hoch emporragt. Die Zelle *Z* entspricht einer aufsaugenden endosmotisch thätigen Wurzelzelle, das Rohr *r* einem fortleitenden Gefäss. Die in *Z* befindliche Substanz zieht das Wasser in die Zelle hinein; die anfangs schlaffen Häute *a* und *b* werden durch die zunehmende Erfüllung heftig gespannt. Der in der Zelle herrschende Druck erreicht endlich eine solche Höhe, dass ein Theil der Flüssigkeit aus *Z* durch *b* in das Rohr *r* hinausgepresst wird (filtrirt); es sammelt sich in 24 bis 48 Stunden bei einer Filtrationsfläche von 700 □ Mill. so viel von dem Filtrat, dass es in dem 5 Mill. weiten Rohre 10—12 Cm. hoch steigt. Die eintretende Fäulniss der Blase setzt der längeren Dauer des Versuchs eine Grenze. Ueber die Concentrationsdifferenz der ausgepressten Flüssigkeit gegenüber der in der Zelle enthaltenen kann ich noch nichts Bestimmtes aussagen.



Fig. 24.

1) Unger, Sitzungsberichte der kais. Akademie der Wissenschaften in Wien. 1857. Bd. 25. p. 441 ff.

§ 59. **Schwankungen der Wurzelkraft.** Aus der Vorstellung, welche wir uns im vorigen Paragraphen über das Zustandekommen der Wurzelkraft zu bilden suchten, folgt schon, dass dieselbe durch verschiedene äussere und innere Ursachen gesteigert und gehemmt werden kann. Durch Temperaturzunahme bis zu einer bestimmten Grenze wird erfahrungsmässig die Wasseraufnahme durch die Wurzeln beschleunigt, die Wurzelkraft muss dem entsprechend am Manometer eine grössere Wirkung anzeigen; durch Abnahme der Bodenfeuchtigkeit wird es den aufnehmenden Zellen immer schwieriger, das zur Turgescenz nöthige Wasser einzunehmen, es kann endlich dahin kommen, dass bei wasserarmer Umgebung die aufgenommene Wassermenge eben nur hinreicht, einen Imbibitionszustand der Häute und eine Füllung der Zellräume zu erhalten, die einen Druck zwischen Haut und Saft nur in so geringem Maasse stattfinden lassen, dass an eine Auspressung nicht mehr zu denken ist. Ausserdem haben aber die zahlreichen Beobachtungen Hofmeister's eine periodische Schwankung der Wurzelkraft dargethan, die von Temperatur und Feuchtigkeit des Bodens unabhängig, wahrscheinlich in einem periodischen Zustandswechsel der Zellen selbst begründet ist. »Wenn der Stand des Quecksilbers im Manometer (Hofmeister, Flora 1862. p. 114) die Höhe erreicht hat, welche den wirklichen Grad der Spannung des Saftes der Versuchspflanze anzeigt, so tritt in den Schwankungen der Quecksilbersäule die tägliche Variation des Saftdrucks deutlich hervor. Das Quecksilber steigt vom Morgen an bis zu den frühen Nachmittagsstunden, zeigt dann öfters ein mässiges Sinken, Abends nochmals ein Steigen, während der Nacht ein neues Sinken. Häufig tritt jedoch das nachmittägige Sinken der Quecksilbersäule nicht hervor, sie steigt stetig bis zum Abend und fällt nur während der Nacht.« Diese Variation der Wurzelkraft zeigt sich auch schon, wenn das Quecksilber seinen höchsten Stand noch nicht erreicht hat, indem es zur Zeit des stärkeren Druckes schneller steigt. Die durch die Wurzelkraft bei geringem Gegendruck bewirkte Ausflussmenge zeigt eine ähnliche Schwankung, die aber, wie es scheint, mit der bei einem Maximum des Gegendruckes sich geltend machenden nicht genau übereinstimmt. »Die Menge des Saftausflusses (Hofmeister, a. a. O. p. 106), während der späteren Nachtstunden gering, steigt plötzlich nach Sonnenaufgang, erreicht das tägliche Maximum in den Stunden von zwischen 7½ Uhr Vormittags und 2 Uhr Nachmittags, bald früher, bald später, und sinkt von da ab rasch bis zum nächsten Morgen. Nur an einzelnen Versuchspflanzen, und an diesen auch nur unstet (nicht an jedem Tage sich wiederholend) macht ein zweites geringes Zunehmen des Saftausflusses während der Abendstunden sich bemerkbar. Verschiedene Pflanzen derselben Art verhalten sich in dieser Beziehung verschieden, eine und dieselbe Versuchspflanze aber pflegt sich an verschiedenen Versuchstagen ziemlich gleich zu bleiben.« Ferner ist nach Hofmeister die Bildung neuer Adventivwurzeln und Knospen von einem Sinken des Manometers begleitet. Endlich wird aber durch den Versuch selbst, durch den Eingriff in die natürlichen Zustände der Pflanze, eine Störung herbeigeführt, die Hofmeister in folgender Weise charakterisirt: »in der grossen Mehrzahl der Fälle steigt die Menge der in einer gegebenen Zeiteinheit abtropfenden Flüssigkeit vom Beginn des Versuchs an eine Zeit lang, oft ist diese Steigerung sehr bedeutend. Bisweilen vergeht geraume Zeit, bis das Bluten überhaupt beginnt, um dann stetig, oder abwechselnd nachlassend und wieder zunehmend, zu beträchtlicher Intensität zu

steigen. Auch wenn von vornherein die Ausflussmengen rasch sinken, tritt doch späterhin ein Steigen derselben ein. Nur selten wird ein stetiges Sinken des Ausflusses vom Beginn des Versuchs an beobachtet.« Ausserdem zeigen Hofmeister's Tabellen (a. a. O. Tab. I. Vers. 7. 9. 14. 19), dass bei mehrtägiger Dauer des Versuchs die täglichen Maxima des Ausflusses mit jedem folgenden Tage kleiner werden, auch die tägliche Gesammtmenge des Ausflusses nimmt meist, von einem Maximum in den ersten Tagen ausgehend, später ab (eine Abnahme, die sich bei der Transpiration abgeschnittener Zweige in entsprechender Weise geltend macht). Auch das Manometer auf Stammstümpfen krautiger Gewächse beginnt, nachdem es seine periodischen Oscillationen einige Tage gemacht hat, zu sinken; dies wird immer rascher und endlich steht das Quecksilber im zweiten Schenkel höher als im dritten; es tritt dies auch bei den in Wasser erzogenen Versuchspflanzen hervor, wo die Wurzel nicht verletzt ist.

Da verschiedene Ursachen der Druckschwankungen in verschiedenem Sinne zusammenwirken können, so wird die Beobachtung meist nur ein unvollkommenes Bild jeder einzelnen Variation darstellen können.

Zur Versinnlichung der von der Temperatur und Bodenfeuchtigkeit unabhängigen Schwankungen entnehme ich aus Hofmeister's Tabellen folgende Beispiele.

Urtica urens (a. a. O. Tab. I. S. III.).

Tag des Juni.	Stunde.	Boden-temperatur R⁰.	Auf die Stunde berechnete Ausflussmenge in Cub. Mill.
17.	8 pm.	19⁰	0
	11 »	19⁰	316,6
18.	6 am.	19⁰	335,7
	7 »	19⁰	625
	8 »	19⁰	525
	8½ am.	19⁰	600
	12½ pm.	19⁰	625
	3½ »	19⁰	166
	7½ »	19,5⁰	90
	9 pm.	19,5⁰	133
19.	6 am.	18⁰	189
	7 »	18⁰	200
	7½ am.	18⁰	200
	12½ pm.	18⁰	180

Solanum tuberosum (a. a. O. XI.).

Die Beobachtungen für die folgende Tabelle wurden von mir bei einem fast unausgesetzten Regenwetter in Tharandt gemacht; den Kartoffelstauden wurden sämmtliche Sprosse dicht an der Erde abgeschnitten und jedem stärksten Sprosse ein senkrechtes Glasrohr mittels eines Kautschukrohrs aufgesetzt. In das Glasrohr wurde etwas Wasser gegossen und dessen Niveau als Nullpunct bezeichnet. Von Zeit zu Zeit wurde das Rohr mittels Pipette bis zum Nullpunct entleert. Die Tabelle theile ich in der ihr von Hofmeister gegebenen Form mit.

Tag.	Stunde.	Boden-temperatur R^0.	a Ausflussmenge in Cub. Mill.		b Ausflussmenge in Cub. Mill.	
			beobacht.	p. Stunde.	beobacht.	p. Stunde.
29. Juli	7 pm.	9^0	0	0	0	0
30. »	7 am.	9^0	9812,5	817,7	7068	589
	7½ am.	9^0	549,5	1099	883,5	1767
	9 »	11^0	3768	2512	4240,8	2827,2
	11½ »	17^0	5102,5	2042,2	4947,6	1979
	2 pm.	18^0	3375,5	1350	2297	918,8
			(bei 288 Mill. auf 0).			
	6 pm.	14^0	4710	1177,5	2473,8	618,4
	8 »	$13,2^0$	2198	1099	1060	530
31. Juli	6 am.	$10,2^0$	15621,5	1487	9718,5	925,5
	8 »	$10,3^0$	3140	2093,3	2473,8	1649
	10 »	11^0	4317,5	2158,5	3710,7	1855
	12 »	11^0	3925	1962,5	3176,6	1585
	5½ pm.	11^0	7850	1427	4771	867,5
			(bei 245 Mill. auf 0).		(bei 265 Mill. auf 0).	
	8½ pm.	11^0	4710	1570	3534	1174,6
1. Aug.	5 am.	$9,9^0$	11223,5	1438	8481,6	997,8
	8 »	$9,8^0$	8467	1622,6	4417,5	1472,5
			(bei 265 Mill. auf 0).			
	3 pm.	$11,3^0$	10205	1472	8128	1161
	6 »	11^0	2983	994	1943,7	648
	7½ pm.	$10,5^0$	1727	1151	706,8	471
	8½ »	9^0	549,5	549,5	353	353
2. Aug.	7 am.	$9,3^0$	7536	717,7	6008	572
	9 »	$10,5^0$	2747,5	1373,7	2650,5	1325
	2 pm.	$15,4^0$	7145,5	1423	5301	1060
3. Aug.	7 am.	$10,5^0$	17191,5	1011,2	10602	623,7
			(bei 345 Mill. auf 0).			
	10 am.	$13,5^0$	5495	1831,6	5831	1943,6
	12½ pm.	$15,5^0$	4553	1821	3888	1555,5
	3 »	16^0	4082	1633	3009	1203
					(bei 367 Mill. auf 0).	
	6 »	15^0	4317,5	1439	5301	1767
	7½ »	$10,5^0$	1648,5	1099	1590	1060
4. Aug.	6½ am.	$10,5^0$	12874	1170,4	16610	1510

b. Fortleitung des Wassers durch das Holz.

§ 60. Der von der Wurzel ausgehende den Stamm und die Blattstiele durchsetzende Wasserstrom, welcher in einer transpirirenden Pflanze emporsteigt, ebenso derjenige Wasserstrom, der aus einem Stammquerschnitt von der Wurzelkraft getrieben ausfliesst, ebenso endlich der Wasserstrom, der an einem in Wasser stehenden Stammquerschnitt eintritt und nach den transpirirenden Blattflächen hin sich bewegt, wird von dem Holzkörper (Holzzellen und Gefässen) fortgeleitet[1]; es ist zunächst gleichgiltig, ob der Holzkörper, wie bei den nach echtem Dicotylentypus gebauten Stämmen, ein compacter ist, oder ob die mar-

1) Es wird hier, wie schon erwähnt, davon abgesehen, dass auch in allen übrigen Geweben Wasserbewegungen stattfinden können, sofern dieselben endosmotischen Gleichgewichtsstörungen unterliegen.



kige Grundsubstanz des Stammes wie bei den Monocotylen und höheren Cryptogamen, von vereinzelten Gefässbündeln mit ihren Holzsträngen durchzogen wird. Die Beweise dafür, dass der Holzkörper das leitende Organ für die Wasserströmung ist, sind durchaus schlagend und erschöpfend: 1) Die Unterbrechung aller Gewebe (Rinde und Mark) an einem mit compactem Holzkörper versehenen Stamm an irgend einer Stelle, legt dem aufsteigenden Saftstrome kein Hinderniss in den Weg, der Transpirationsverlust der Blätter wird, wenn unterhalb der Unterbrechungsstelle aller übrigen Gewebe dem Stamme Wasser zugeführt wird (durch Wurzeln, durch Stammquerschnitt in Wasser), vollkommen gedeckt; dagegen wird durch Unterbrechung der Continuität des Holzkörpers mit Schonung aller übrigen Gewebe der Wasserstrom unterbrochen, die transpirirenden Blätter oberhalb der Unterbrechung vertrocknen aus Mangel an Ersatz für ihren Verdunstungsverlust[1]. 2) Untergetauchte Wasserpflanzen, selbst aus den Gruppen der Mono- und Dicotylen, entbehren an ihren Gefässbündeln der echten Holzelemente, was damit zusammenhängt, dass bei diesen Pflanzen, welche nicht transpiriren, auch ein Wasserstrom unnöthig und unmöglich wird, das Organ zur Fortleitung eines solchen fällt daher von selbst als überflüssig hinweg[2]. 3) Bei Holzpflanzen, welche für eine Wasserströmung organisirt sind, sieht man das durch Wurzelkraft oder durch Erwärmung ausgetriebene Wasser direct aus den Holzelementen hervorquellen.

Von den Ursachen, welche das Wasser innerhalb des Holzkörpers unmittelbar in Bewegung setzen, ist die Endosmose im gewöhnlichen Sinne des Wortes auszuschliessen; das Wasser bewegt sich im Holzkörper nicht deshalb, weil etwa jede nächst höhere Zelle der nächst unteren durch endosmotische Wirkung ihres Zellsaftes das Wasser entzöge; diese Annahme wird unmöglich, weil ihre Bedingungen im Holzkörper fehlen: die Beobachtungen haben nicht gezeigt, dass die Concentration des Saftes mit zunehmender Höhe des Stammes zunimmt[3], ferner lässt sich ein Stamm mit seinem Gipfelende in Wasser gestellt frisch erhalten, und wenn er an seinem organisch unteren (nach oben gekehrten) Ende eine Transpirationsfläche besitzt, so bewegt sich das Wasser in dem Holzkörper in einer Richtung, welche in Bezug auf die leitenden Organe der früheren entgegengesetzt ist: wäre nun die Endosmose von Zelle zu Zelle die bewegende Ursache, so wäre eine solche Umkehrung absolut unmöglich. Ferner sind die mit der Fortleitung des aufsteigenden Stroms betrauten Holzelemente zum grossen Theil überhaupt endosmotisch wirkender Stoffe entblösst, und die mit gehöften Tüpfeln versehenen sind zu jeder Art Endosmose unfähig, weil die Tüpfel geöffnet sind[4]; diese Elementarorgane bilden ein System communicirender Hohlräume mit imbibitionsfähigen Wandungen.

---

1) H. v. Mohl, Die vegetabil. Zelle. p. 230.

2) Aehnlich ist es bei den in der Luft lebenden Moosen und Flechten, welche völlig austrocknen können, bei Wasservorrath aber mit allen Theilen ihrer Oberfläche Wasser aufnehmen; ähnlich verhalten sich manche lederartige oder holzähnliche Pilze.

3) Unger, a. a. O. H. v. Mohl (veget. Zelle p. 235) hat schon mit Entschiedenheit den Satz ausgesprochen, dass durch Endosmose die Saftleitung im Holz nicht erklärt werden könne, auch Meyen (Phys. II. 46 ff.) hat Dutrochet's Theorie vollständig abgelehnt.

4) Dippel, Bot. Zeitg. 1860. p. 329 ff. und Schacht, De maculis in plant. vasis cellulisque lignosis. Bonn 1860. Einen experimentellen Beweis für die Oeffnung der Tüpfel lieferte Hof-

Dagegen lassen sich mit Bestimmtheit vier Ursachen nennen, welche das Wasser im Holzkörper emportreiben und überhaupt in Bewegung setzen können: 1) Die Wurzelkraft presst das Wasser in die Hohlräume des Holzkörpers, Gefässe und geöffnete Holzzellen, soweit hinauf, bis die in diesen Hohlräumen stehende Saftsäule dem Wurzeldruck das Gleichgewicht hält, jede Schwankung der Wurzelkraft muss eine auf- oder absteigende Bewegung des Wassers in den Hohlräumen des Holzkörpers zur Folge haben. 2) Die communicirenden Hohlräume des Holzes sind so fein, dass sie als Capillarröhren von grosser Kraft wirken; welche enormen Werthe diese Capillarkräfte unter gewissen im Holze realisirten Bedingungen erreichen können, haben Jamin und Hofmeister gezeigt; zumal ist hier die Thatsache von entscheidendem Gewicht, dass in den communicirenden Hohlräumen des Holzes neben dem Wasser Luft in Form von Blasen sich findet[1]; die mit Wasser versehenen Hohlräume (Gefässe und Zellen durch Tüpfellöcher communicirend) lassen sich vergleichen der von Jamin angewandten mit Einschnürungen und Erweiterungen versehenen Glasröhre, in welcher die ersteren Wasser, die letzteren Luft enthielten, und wo die Capillaranziehung des Wassers zur Glaswand so gross war, dass sie einem Druck von zwei Atmosphären das Gleichgewicht hielt. Auf Grund derartiger Erscheinungen wird es begreiflich, wie in den Hohlräumen eines hohen Baumes das Wasser sich halten kann, ohne sogleich abwärts zu sinken, wenn der Stamm unten durchschnitten wird; die in den Hohlräumen des Holzes vorhandene Wassermasse ist in unzählige einzelne adhärirende, capillar angezogene Tropfen zertheilt, sie bildet keine continuirliche Wassersäule; die in den Hohlräumen enthaltene Wassermasse übt daher nicht einen Druck aus, der der Höhe proportional wäre, weil die Saftsäule durch unzählige Unterbrechungen zerstückelt ist. Nur da wo weite Gefässröhren den Stamm continuirlich durchsetzen (Vitis, manche tropische Schlingpflanzen[2]), finden sich continuirliche Wasserfäden, welche einen ihrer Höhe proportionalen Druck abwärts üben, daher fliesst hier das Wasser an dem unteren Ende aus, wenn ein Stück des safterfüllten Stammes abgeschnitten wird; bei solchen Pflanzen muss, wenn sie unverletzt sind, das Gewicht des in den weiten Gefässen enthaltenen Wassers von dem Gegendruck der Wurzelzellen getragen werden. Wenn flüssiges, in feine adhärirende Tropfen zertheiltes Wasser sich in den Hohlräumen des Holzes in bedeutenden Höhen findet, bis wohin es durch Wurzeldruck nicht befördert worden sein kann, so liegt noch eine Möglichkeit vor, wie es dahin gelangt, wenn wir von der Capillarität der communicirenden Hohlräume selbst absehen; alle diese sind nämlich mit Wasserdampf, der aus den imbibirten Zellwänden stammt, versehen, und dieser wird sich durch Temperaturerniedrigung oft genug in den Hohlräumen als Thau niederschlagen müssen; ist er einmal da, dann bleibt jeder Tropfen durch seine Adhäsion hän-

---

meister, indem er mit Zinkweiss getrübten Gummischleim durch Kiefernholz filtrirte und trüb durchtreten sah (Flora 1862. p. 139).

1) Die trockene Wandsubstanz der Holzzellen ist specifisch schwerer als Wasser (1,3 bis 1,45 : 1), dennoch schwimmt jedes frische dem Wasserstrom der Pflanze dienende Holzstück, was nur durch einen namhaften Luftgehalt möglich ist, dass diese Luft sich nicht blos in den Gefässröhren, sondern auch in den Holzzellen befindet, zeigt das Schwimmen des Coniferenholzes, welches keine Gefässe besitzt.

2) Phytocrene, Arten von Cyssus, s. H. v. Mohl, Vegetab. Zelle. p. 232.

gen, wo er entstand; eine zusammenhängende Wassermasse, welche alle Holzräume erfüllt, wird aber nicht leicht entstehen können, weil die Luft aus diesen nur sehr schwierig entweicht; so stellt sich ganz von selbst die von Jamin und Mongolfier beschriebene capillare Anordnung von Wasser und Luftblasen her, auch dann, wenn vorher alles flüssige Wasser aus den Hohlräumen der höchsten Stammtheile durch Verdunstung verschwunden war. 3) Von diesen Capillarwirkungen der Hohlräume des Holzes sind die Wirkungen der **Imbibition** der Zellwandungen selbst zu unterscheiden. Um das einfachste Beispiel uns zu denken, nehmen wir willkürlich an, alle communicirenden Hohlräume des Holzkörpers einer lebenden Pflanze seien völlig von Wasser entblösst, mit Luft erfüllt (wie es im Hochsommer bei Laubhölzern wohl gewöhnlich der Fall sein dürfte, besonders wenn der Boden und die Luft trocken sind); dann wird die Imbibition der Holzzellwände dennoch hinreichen, das Wasser aus der Wurzel auf eine gewisse Höhe emporzuheben, und den Transpirationsverlust der Blätter bis zu einem gewissen Grade zu decken. Nehmen wir an, alle Holzzellwände von der Wurzel aufwärts bis zu den Blättern seien mit Imbibitionswasser durchtränkt (sie brauchen nicht gesättigt zu sein); die obersten Zellen stehen in unmittelbarer Verbindung mit dem transpirirenden Blattparenchym, dessen Zellinhalte endosmotisch wirksam sind. Wenn diese letzteren durch Transpiration wasserarm werden, so entziehen sie durch Imbibition und Endosmose den ihnen benachbarten Holzzellwänden ihr Imbibitionswasser; diese werden dadurch wasserarm und entziehen durch Imbibition (nicht durch Endosmose) den tieferliegenden Holzzellwänden Wasser, diese den noch tieferen und so geht es fort bis hinab, wo die imbibitionsfähigen Holzzellen mit der aufnehmenden Wurzel, oder wenn der Stamm durchschnitten in Wasser steht, mit dem Wasser selbst in Verbindung stehen. Schon Hales hat diese Imbibitionskraft als die Ursache, und zwar als die einzige Ursache des Saftsteigens betrachtet, aber erst Jamin hat durch seine merkwürdigen Versuche dargethan, dass die Kraft der Imbibition so grosse Werthe erreicht, um als vollgiltige Erklärungsursache wenigstens für viele Erscheinungen, welche die Saftleitung darbietet, gelten zu können. Hofmeister hat, zunächst von anderen Thatsachen ausgehend, nachdem man seit Dutrochet meist nur an Endosmose und Capillarität der Hohlräume gedacht hatte, dieser wichtigen Ursache der Wasserbewegung im Holz wieder ihren Platz in der Wissenschaft angewiesen[1]. 4) Eine fernere Ursache der Wasserbewegung im Holzkörper habe ich in den Temperaturschwankungen nachgewiesen, von denen dann Hofmeister zeigte, dass sie durch die in den Hohlräumen des Holzes enthaltene Luft vermittelt werden. In den Gefässen und Holzzellen, welche unter einander durch offene Tüpfel communiciren, findet sich, wie schon erwähnt, adhärirendes Wasser neben Luftblasen; jede Temperaturerhöhung bewirkt eine

1) Mit Rücksicht auf Hofmeister's wichtige Arbeit Flora 1862. p. 100 möchte ich bemerken, dass ich den Sprachgebrauch, wonach die Imbibition organischer Substanzen einfach als Capillarität bezeichnet wird, nicht für opportun, wenn auch für wissenschaftlich berechtigt halte. Man ist so allgemein gewöhnt, unter Capillarität die Wirkung sichtbarer, wenn auch mikroskopischer, Hohlräume zu verstehen, dass es leicht zu Missverständnissen führt, wenn man die Wirkung der absolut unsichtbaren Molecularporen einer imbibitionsfähigen Substanz (Zellhaut, Stärke) ebenfalls als Capillarität bezeichnet; übrigens zweifele ich keineswegs, dass Capillarität und Imbibition nahe verwandt sind.



starke Ausdehnung der Luftblasen, und diese drängen das Wasser vor sich her und endlich hinaus, wenn irgend eine Verletzung des Holzkörpers vorhanden ist; hier quillt das Wasser in Tropfen nebst Luftblasen hervor. Wenn dagegen die Luft im Holzkörper sich abkühlt, so vermindert sie ihr Volumen, das Wasser rückt an dessen Stelle, und wenn das Holz an irgend einer Stelle mit Wasser in Berührung steht, so saugen die Hohlräume solches auf. Ist der Stamm unverletzt, der Holzkörper allseitig luftdicht abgeschlossen, und finden in ihm Temperaturschwankungen statt, so wird auf diese Art bald eine positive, bald eine negative Spannung entstehen müssen; kühlt ein Theil des Holzkörpers sich ab, so entzieht er dem wärmeren Wasser, erwärmt er sich, so presst er es in die benachbarten Theile. Wird ein Stamm oder ein Ast mit hinreichendem Wassergehalt in den Hohlräumen abgeschnitten und erwärmt, so quillt das Wasser an der Schnittwunde aus, dies kann aber auch bei blosser Verwundung eines eingewurzelten Stammes geschehen; es treten solchergestalt Erscheinungen auf, die man früher mit dem Bluten eingewurzelter Stöcke, die unter dem Einfluss der Wurzelkraft bluten, zusammenwarf; ich habe gezeigt, welche Fälle hierher gehören. Das durch die Wurzelkraft bewirkte Bluten oder Thränen decapitirter Wurzelstöcke hängt nicht ab von der Temperaturerhöhung, sondern nur von einer hinreichend hohen Temperatur, und liefert binnen kurzer Zeit Ausflussvolumina, welche unmöglich vorher im Inneren des Gewebes enthalten sein können, welche oft binnen wenig Tagen das Volumen des Wurzelstocks um ein Mehrfaches übertreffen; dagegen ist das von der Wurzel unabhängige Bluten ausschliesslich nur bei Temperaturerhöhung wahrzunehmen und das ausquellende Flüssigkeitsvolum beträgt nur wenige Procente (2—3 %) des in dem Holz enthaltenen Volums.

Wenn diese vier Ursachen der Wasserbewegung in einem Stamme ihre Wirkungen summiren, so ist es kaum zweifelhaft, dass durch sie das Wasser von der Wurzel aus bis in die höchsten Gipfeltheile gehoben werden muss, selbst dann, wenn es sich um die höchsten Exemplare von Wellingtonia gigantea oder um die höchsten Palmen handelt. Die Möglichkeit des Saftsteigens bis in die höchsten Gipfel kann als ein wenigstens im Allgemeinen erledigtes Problem betrachtet werden[1].

a) Es erscheint überflüssig, die Beweise dafür, dass der Holzkörper das Organ der Leitung des Wasserstroms ist, ausführlich zu geben, da Niemand, der einige physiologische Kenntnisse besitzt, mehr daran zweifelt. Die Sache ist durch die Arbeiten von Hales und Du Hamel vollständig erledigt; ebenso kann es als allgemein angenommen betrachtet werden, dass die Gefässe je nach der Saftfülle des Holzkörpers, je nach dem Wurzeldruck, dem Alter des Organs u. s. w. meist Luft, bald Wasser, bald beides zugleich führen. (Rominger, Bot. Zeitg. 1843.) Dass aber die Gefässe zur Fortleitung nicht unentbehrlich sind, dass die communicirenden Holzzellen dazu allein ausreichen können, zeigen die Coniferen. Nach Dutrochet[2]) leitet bei Hölzern, welche einen Kern (Duramen) bilden (Eiche, Apfel), nur der Splint das Wasser; bei kernlosem Holze, wie bei Pappel, Birke, Weissbuche, Ahorn leitet der ganze Querschnitt. Während bei ersteren das Wegnehmen eines Rindenringes den aufsteigenden Strom nicht aufhält, ist er sistirt, sobald man einen Splintring bis auf das Duramen entfernt.

1) Vergl. H. v. Mohl, Die veget. Zelle p. 238; Hofmeister in Flora 1862; ferner Brücke in Pogg. Ann. Bd. 63. p. 204 ff.; Dassen in Froriep's Notizen 1846. 39. Bd. p. 129.

2) Mém. I. p. 372—376.



Dass bei der blutenden Rebe in den grösseren Gefässen eine continuirliche Saftsäule steht, die durch Wurzelkraft emporgedrückt wird, lehrt Dutrochet's Versuch (Mém. I. 370): er machte einen Fuss unterhalb des blutenden Querschnitts einer Rebe einen einseitigen Einschnitt; nur oberhalb dieses hörte am Querschnitt die entsprechende Stelle zu bluten auf. — Wenn auch die Bewegung des Wassers im Holzkörper der Monocotylen im Allgemeinen eine der (meist spiraligen) Faserrichtung entsprechende direct aufwärts gehende ist, so kann doch, wie Hales zeigte, das aufsteigende Wasser auch seitlich und quer fortgeleitet werden; zugleich zeigen diese Versuche, dass die Unterbrechung der continuirlichen Gefässe dem Wasserstrom kein Hinderniss in den Weg legt. Er nahm z. B. (Statical essays Cap. IV.) an einem Eichenast auf entgegengesetzten Seiten übereinander Sectoren bis auf das Mark heraus: derselbe transpirirte in zwei Tagen und Nächten 13 Unzen Wasser, welches er mit der Schnittfläche aufsog. Einen ähnlichen Versuch machte er mit einem Kirschenast (vier Einschnitte) und ebenso mit Zweigen, die sich noch am Baume befanden, wo das Frischbleiben der Blätter den Beweis der ununterbrochenen Bewegung des Wasserstromes lieferte (a. a. O. p. 129).

β) Der Hauptbeweis gegen die Annahme, als ob die Endosmose von Zelle zu Zelle im Holzkörper die Ursache der Saftbewegung sein könne, liegt in der von Hales zuerst constatirten Thatsache, dass der Holzkörper das Wasser nach beiden Richtungen nahezu gleich gut fortleitet, was wie schon erwähnt, jeden Gedanken an Endosmose vernichtet. Hales verband (Statical essays I. 131) das untere Ende eines Apfelastes und stellte ihn, nachdem der Gipfeltrieb abgeschnitten, mit dem oberen Ende in Wasser. Der Ast besass mehrere Seitenzweige mit vielen Blättern und sog in 3 Tagen und 2 Nächten 4 Pfund 2½ Unzen Wasser auf; seine Blätter, die das Wasser in umgekehrter Richtung zugeführt erhielten, blieben grün, während die eines ebensolchen nicht in Wasser gestellten Astes verwelkten. Die Versuche mit umgekehrten Weidenstecklingen sind bekannt.

γ) Die wahren Ursachen der Wasserbewegung im Holz sind im Zusammenhange hinreichend dargelegt, es handelt sich nur noch darum, die Thatsachen, auf welche sie sich stützen, beizubringen.

1) Ueber den Wurzeldruck ist das Nöthige in den früheren Paragraphen gesagt.

2) Die Capillarität der Hohlräume des Holzes kann selbstredend niemals die unmittelbare Ursache des Ausquellens von Wasser an Schnittflächen sein; bei eingewurzelten Stöcken geschieht letzteres durch den Auftrieb der Wurzelkraft, bei Erwärmung wasserhaltigen Holzes durch den Druck der sich ausdehnenden Holzluft, bei abgeschnittenen Holzstücken mit grossen wasserhaltigen Gefässen durch die Schwere der Wassersäule (natürlich immer abwärts). Dagegen ist die Capillarität der Hohlräume des Holzes eine wirksame Kraft, wenn es darauf ankommt, innerhalb des Holzkörpers Wasser emporzuheben, zu verbreiten und in beliebigen Höhen trotz seines Gewichtes festzuhalten. Da die Capillaren des Holzes meist sehr eng sind, so wird auch ein continuirlicher Wasserfaden in ihnen zu bedeutender Höhe emporgehoben werden; es tritt aber im Holze als ein sehr wesentliches Moment die Zerstückelung der capillaren Wassersäulen, ihre Unterbrechung durch Luft hinzu, was zuerst nicht von Jamin, sondern nach einer Angabe Meyen's (Physiol. II. 81) schon von Mongolfier erkannt wurde. »Die Versuche von Mongolfier (heisst es daselbst) haben gezeigt, dass man das Wasser beinahe zu einer unbestimmten Höhe durch eine geringe Kraft erheben könne, wofern man den Druck desselben durch fortgesetzte Theilungen in der Säule der Flüssigkeit aufhebt. Es ist aller Grund vorhanden zu vermuthen, dass dieses Princip beitragen müsse, das Aufsteigen des Saftes in den Zellen und Gefässen der Pflanzen, welche keine geradlinigte Gemeinschaft haben und die in jeder Stelle dem senkrechten Druck des Saftes Hindernisse entgegensetzen, zu befördern.« Jamin hat aber die Kenntniss derjenigen Capillarerscheinungen, welche auf die Hohlräume des Holzkörpers Anwendung finden können, wesentlich gefördert[1]. Wenn man an dem einen Ende einer capillaren Glasröhre saugt, und das andere

1) Comptes rendus. L. 1860. p. 172 ff.



Ende abwechselnd mit dem nassen Finger schliesst und öffnet, so steigen Tropfen empor, die durch Lufträume getrennt sind. Anfangs durchlaufen sie das Rohr mit grosser Schnelligkeit, je grösser aber die Zahl der Tropfen im Rohre wird, desto langsamer bewegen sie sich, bis endlich jede Bewegung unter dem Einfluss der Saugung aufhört; wird das eine Ende des Rohrs einem erhöhten Luftdruck ausgesetzt, so rücken nur die nächsten Tropfen weiter, die folgenden thun dies weniger, die entferntesten bleiben in Ruhe. Die Adhäsion dieser getrennten Tropfen an den Wänden des Capillarrohrs ist so gross, dass Jamin durch Vermehrung der Zahl der Tropfen es dahin brachte, dass die entferntesten derselben 14 Tage lang keine Verschiebung zeigten, als am anderen Ende auf der Oeffnung des Rohrs ein Druck von drei Atmosphären lastete. Auf derselben Ursache beruht es, dass in einer senkrechten capillaren Röhre eine um so höhere Wassersäule sich ohne auszufliessen erhält, je öfter sie durch Luftblasen unterbrochen ist. Ein Rohr mit abwechselnd engen und weiteren Stellen seines Innenraums (rosenkranzförmig) hält das Wasser in den ersteren fest, während die letzteren Luft enthalten. In einer solchen Röhre mit acht engen Einschnürungen hielten die Wassertropfen in diesen einem Druck von zwei Atmosphären das Gleichgewicht. War das rosenkranzförmige Rohr vorher mit Wasser ganz erfüllt, und wird dieses durch Luftdruck ausgetrieben, so steigert sich der Gegendruck in der Röhre, sobald die weiteren Räume sich mit Luft füllen und also die Wassersäule unterbrochen ist. Wird aber umgekehrt in ein solches Rohr, welches nur an den engen Stellen Wasser enthält, die Luft der weiteren durch Eindringen von Wasser ausgetrieben, so fliesst letzteres dann ungehindert durch, sobald eine continuirliche Wassersäule hergestellt ist. Denken wir uns nach diesen Prämissen in einem hohen Baume sämmtliche communicirende Hohlräume des Holzes mit Wasser ununterbrochen erfüllt, so wird das Ganze als eine continuirliche Wassersäule abwärts zu gleiten suchen und auf die untersten Widerstand leistenden Zellen einen Druck ausüben, der der Höhe des Stammes proportional ist, also oft einem Wasserdruck von 100 und mehr Fuss gleich käme. Aber dieser Zustand völliger Erfüllung kommt bei lebenden Holzpflanzen wohl niemals vor, und wenn er vorkäme, so würde er sich alsbald in einen günstigeren Zustand umsetzen. Unter der Annahme, dass die untersten widerstandfähigen Zellen den Druck aushalten, würde durch Transpiration des Gipfels ein grosser Theil des Wassers aus den Hohlräumen nach und nach entfernt, es würde in alle erweiterten Stellen der communicirenden Hohlräume Luft von aussen eindringen, und die ursprüngliche continuirliche Wassersäule würde nun unzählige Unterbrechungen zeigen, sie würde sich in einzelne (nicht runde) Tropfen auflösen, welche die spitzen Winkel der Zellen, die engen Communicationslöcher derselben erfüllen; in diesem Zustand übt das Wasser in den Hohlräumen des Stammes gar keinen Druck mehr auf die untersten Theile, jeder Tropfen trägt sein Gewicht durch Adhäsion selbst. Das thatsächliche Bestehen solcher Einrichtungen im Holz, wie sie hier zur Vergleichung mit Jamin's Experimenten vorausgesetzt wurden, hat Hofmeister zuerst dargethan, Berichte der k. Sächs. Ges. der Wiss. 1857. »Nicht nur die Gefässe, auch die Holzzellen der Rebe (wie auch des Ahorns, der Birke, der Pappel, vieler anderen Laubhölzer und die Holzzellen der Nadelbäume) enthalten während des Winters (bei der Rebe noch Mitte März) Luft in Form von Blasen innerhalb einer Flüssigkeit, die in den Gefässen durchwegs eine dünne die Wände überziehende Schicht darstellt, in den Holzzellen reichlicher vorhanden, die verjüngten Enden der Zellen völlig ausfüllt und in der weiteren Mittelgegend die langgestreckte Luftblase umschliesst.«

3) Imbibition der Holzzellwände. Die Imbibition ist das Eindringen des Wassers in die unsichtbaren Molecularporen eines Körpers, oder die Imbibition ist die Capillarität der Molecularporen; je enger dieselben sind, desto grösser wird die Kraft der Imbibition sein, und überhaupt wird die Kraft der Imbibition immer viel grösser sein, als die der Capillarität sichtbarer Hohlräume, weil die unsichtbaren Molecularporen kleiner sind als die sichtbaren Capillaren. Daher kann die Messung der Capillarkraft sehr kleiner (nicht molecularer) Poren wenigstens zeigen, wie gross mindestens die Imbibitionskraft sein kann, indem sie immer noch grösser sein muss als jene. In manchen Fällen kann es übrigens



zweifelhaft sein, ob man eine Erscheinung als Capillarität oder Imbibition bezeichnen soll, z. B. bei den von Jamin gemachten Versuchen[1]). In einen Block Kreide, Lithographirstein oder Holz wird ein geschlossenes Quecksilbermanometer mit dem offenen Schenkel eingekittet; oder man stellt einen solchen porösen Block durch Einstampfen von Bleiweiss, Zinkoxyd, Stärkemehl künstlich her. Die poröse Substanz wird nun unter Wasser getaucht, dieses dringt in die Poren ein und treibt die darin enthaltene Luft vor sich her, dieselbe entweicht (nur zum Theil) in den offenen Schenkel des Manometers, und wird hier bei fortschreitendem Eindringen des Wassers so comprimirt, dass der Druck binnen einigen Tagen auf einige Atmosphären steigen kann, bei dem eingestampften Stärkemehl soll dieser Druck bis auf sechs Atmosphären gestiegen sein. Da die in den capillaren Hohlräumen enthaltene Luft durch die grösseren Canäle entweicht, und da die Capillaren sich bei der Benetzung dem eben beschriebenen rosenkranzförmigen Capillarrohr ähnlich verhalten, so kann der am Manometer ablesbare Druck nur ein Bruchtheil der Kraft sein, mit welcher das Wasser imbibirt wird[2]). Nach Jamin wird das in einen porösen Körper eindringende Wasser contrahirt und übt gleichzeitig einen Gegendruck auf den imbibirten Körper, der dessen Volumen zu vergrössern strebt. Damit steht es offenbar im Zusammenhang, dass wie Babo zuerst zeigte, bei dem Eindringen des Wassers in poröse Körper Wärme frei wird. Ich sah bei trockenem Stärkemehl, in welchem ein Thermometer steckte, als es mit Wasser von genau derselben Temperatur gesättigt wurde, die Temperatur um 2° C. steigen. Diese Temperaturerhöhung zeigt ebenfalls, mit welcher Gewalt die Molecularkräfte bei der Imbibition auftreten. Sowie das Wasser selbst dringen nun auch manche darin gelöste Stoffe durch Imbibition in die Substanz der Zellwände ein und verbreiten sich durch Diffusion zu den benachbarten, sie berührenden Zellwänden. Hierauf beruht die Färbung des Holzes, wenn es durch eine Wundfläche oder durch todte Wurzeln (lebende Wurzeln lassen so grosse Mengen färbender Stoffe nicht durch, wie zuerst Link und Seguin zeigten: Meyen, Phys. II. 25) gefärbte Flüssigkeiten aufnimmt. Derartige Versuche können ihrer ganzen Natur nach nichts beweisen, als welche Zellwände im Stande sind, Farbstoffe zu imbibiren, und wie weit sich von Zellhaut zu Zellhaut fortschreitend diese Imbibition im Holze fortpflanzt; Zellen, welche sich nicht färben, brauchen keineswegs von der Saftleitung ausgeschlossen zu sein, es genügt, dass sie lebendig sind und der tödtenden Wirkung der gefärbten Substanz nicht unterliegen, um sie ungefärbt zu erhalten, dabei können sie aber aus der gefärbten Lösung Wasser aufnehmen und den Farbstoff zurücklassen. Aus den Versuchen mit farbigen oft sehr giftigen Lösungen hat man bei Nichtbeachtung dieser Verhältnisse meist zu viel gefolgert: sie beweisen die Fähigkeit todter Zellen (Holzzellen), ihre Wandung durch Einlagerung der färbenden Substanz zu färben; da aber bei manchen dieser Versuche die färbende Lösung in den Wandungen der Holzelemente zu grossen Höhen emporsteigt, so liefern

---

1) Jamin hat diese und die noch zu nennenden Versuche mit beständiger Rücksicht auf die Organisation der Pflanze unternommen, und soweit sie einer Anwendung auf die Leitung im Holz fähig, diese Anwendung klar und schlagend dargelegt. Auf seine die Theorie der Capillarkräfte betreffenden Ausführungen, welche ihn einzelne dieser enormen Imbibitionswirkungen voraussehen liessen, kann ich hier leider nicht näher eingehen.

2) Das erste in dieser Richtung gemachte Experiment von Hales: Statical essays p. 104. (9. Edition) und seine darauf gebaute Theorie, sind wie Hofmeister (Flora 1862. p. 100) hervorhebt, gewiss ein Beweis für die grossartige Begabung des ersten Experimentators auf dem Gebiete der Pflanzenphysiologie; trotzdem ist seine Theorie doch unklar, und dass sie es ist, wird hinlänglich dadurch bewiesen, dass sie selbst bei denen, die sie seit mehr als 100 Jahren kannten, zu keiner klaren Einsicht, zu keiner Fortbildung, zu keinem Abschluss führte; dass Hales Theorie nicht leistete, was sie hätte leisten können, dürfte vorzugsweise dem Umstande zuzuschreiben sein, dass sie bei der Anwendung der Capillarkräfte auf das Holz nicht unterscheidet zwischen den Capillarwirkungen der mikroskopisch sichtbaren Hohlräume des Holzes und der Imbibition der Zellwände, was nach den mikroskopischen Leistungen Grew's doch schon möglich und nöthig war.



sie einen neuen Beweis für die Kraft der Imbibition todter Zellhäute. Aus einer Fluth ähnlicher Versuche in dieser Richtung[1]) hebe ich eine Wiederholung des Boucherie'schen Versuchs von Hartig hervor (Bot. Zeitg. 1853. p. 313): Er durchbohrte »zur Zeit des Saftsteigens« (wo der Saft meist in völliger Ruhe ist) Bäume in gleicher Höhe so, dass die beiden Bohrlöcher sich kreuzten. Nachdem die Oeffnungen bis auf eine geschlossen waren, wurde an diesem ein Gefäss mit holzsaurem Eisen befestigt, so dass diese Lösung in die sternförmige Höhlung des Holzes eindrang und hier imbibirt werden konnte. Die Lösung stieg bis in die äussersten Aeste; nach der Fällung ergab sich, dass die Eisenlösung der Faserrichtung gefolgt war, denn noch in 40 Fuss Höhe war die Figur des schwarzen Sternes, von der Eisenlösung herrührend, zu erkennen; dazwischen war das Holz gesund und ungefärbt geblieben. Wenn nun eine färbende Lösung in den Zellwänden emporsteigt, so kann Wasser oder eine Nährstofflösung gewiss dasselbe, und wenn die obersten Zellen durch Verdunstung ihr Imbibitionswasser verlieren, so werden sie es aus den nächst unteren ersetzen und diese aus noch tieferen, und wenn die Verdunstung oben anhält, so wird in den durchtränkten Zellhäuten eine beständige Strömung aufwärts stattfinden. Die Möglichkeit einer Bewegung des Wassers in den molecularen Poren der Zellhaut kann bei dem gegenwärtigen Stande der Kenntniss der Diffusion nicht mehr zweifelhaft sein. Schon Meyen hat eine Wasserbewegung in den Zellwänden, wenn auch auf unvollkommene Gründe gestützt, angenommen (Meyen, Phys. II. 50—58) und auf verschiedene Fälle anzuwenden gesucht. In neuerer Zeit hat Hofmeister (Flora 1858. p. 3 und 1862 p. 108) diese Ansicht vertreten.

Er zeigte, dass die durch die Wurzelkraft in den Hohlräumen des Stammes hinaufgepresste Wassermasse in gegebener Zeit bei einer stark transpirirenden Pflanze bei weitem nicht hinreicht[2]), den Transpirationsverlust zu decken; bei Urtica urens lieferte in einem Falle die Wurzelkraft allein nur $^1/_8$ von dem, was die Pflanze transpirirte. Es musste ausserdem noch eine Kraft mitwirken, und dies war offenbar die Verdunstung, welche die Gewebe wasserarm machte und sie zur Imbibition von unten her nöthigte. Daraus erklärt sich die allgemeine Erscheinung, dass bei stark transpirirenden Holzpflanzen jede Wunde des Holzkörpers gierig Wasser einsaugt, wenn es ihr dargeboten wird. Die Transpiration verbraucht das Wasser, welches vorher in den Hohlräumen des Holzes sich vorfand, und macht selbst die Zellwände wasserarm; wird einem so erschöpften Holze Wasser dargeboten, so nimmt es dasselbe durch Capillarität der Hohlräume und durch Imbibition der Wände auf. Da nun der Transpirationsverlust der unverletzten Pflanze dennoch beständig gedeckt wird, so muss ein Wasserstrom von der Wurzel zur Krone gehen, der aber weder durch Wurzelkraft noch durch Endosmose in Bewegung gesetzt wird; es bleibt in diesem Falle kein anderes Mittel übrig, als die Imbibition der Holzzellwände, in denen sich das Wasser beständig nach dem Orte des Verlustes, der Transpiration, hinbewegt.

Ein klares Bild des Vorgangs der Wasserbewegung in der soliden Substanz eines imbibitionsfähigen Körpers bietet ein Versuch von Jamin[3]). Die Mündungen zweier mit gestampftem Gyps gefüllter poröser Gefässe (»Thonzellen«) wurden durch ein Glasrohr von 1,2 Met. Länge verbunden, welches ebenfalls mit gestampftem Gypspulver gefüllt war. Wurde das eine Gefäss in Wasser oder in feuchten Sand gesetzt, so entzog es diesem das Wasser, welches durch den Gyps in der Röhre emporstieg um an der Aussenfläche des oberen Endgefässes zu verdunsten; der Vorgang dauert so lange bis der Sand trocken ist. Es geht hier also ein Wasserstrom durch eine äusserst feinporige Substanz, und die an der

1) Bonnet, Usage des feuilles. V. hatte schon Bedenken gegen die Beweiskraft derartiger Färbungsversuche, indem er die Durchlässigkeit der Gewebe für Farbstoff von der für Wasser unterscheidet; ferner Du Hamel, Phys. des arbres. II. 283; Hartig, Bot. Zeitg. 1858. p. 311; 1861. p. 22; Hoffmann, Bot. Zeitg. 1848. p. 377; Rominger, Bot. Zeitg. 1843; Cotta, Naturbeobachtungen u. s. w. Weimar 1806.

2) Flora 1862. p. 108.

3) Comptes rendus. 1860. p. 313 u. 386.



Röhre seitlich angebrachten Manometer zeigten, dass das Wasser unter einem hohen Druck, (bis zu mehreren Atmosphären), in die Poren eindrang. Hiermit fällt auch Böhm's Annahme[1], der im Princip ähnliche Versuche mit todtem Holz machte, dass der Luftdruck das Wasser hinaufpresse, von selbst hinweg.

Nach dem durch Jamin's Versuch gegebenen Schema lässt sich nun auch das folgende Experiment Hartig's (Bot. Zeitg. 1863. p. 303) deuten. Dasselbe ist nur eine etwas andere Form der von Magnus und Jamin gemachten Versuche. Querscheiben aus frisch dem Baume entnommenen Tannenholz von $1/2$ bis 4 Zoll Höhe, $1/4$ bis 2 Zoll Dicke wurden mit einer Lösung von Schellack in Akohol eingekittet in 4 bis 6 Zoll lange beiderseits offene Cylinder von Glas, so dass die Holzscheibe das eine Ende der Röhre verschloss. Die Glasröhre wurde darauf mit Wasser angefüllt und das noch offene Ende mit einem Kork verschlossen, durch den eine lange Glasröhre trat, die ebenfalls mit Wasser gefüllt wurde und mit dem unteren Ende in Quecksilber stand; als nun die Holzscheibe oben transpirirte, also wasserärmer wurde, entnahm sie mit ihrer unteren Fläche durch Imbibition den Ersatz dafür aus dem Wassergefäss, und das entsprechende Volumen wurde unten durch das in die Röhre hinaufsteigende Quecksilber ersetzt. Das letztere stieg bis 0,6 Meter. Noch bevor dies geschah, trat Luft aus dem Holz hinab in's Wassergefäss, bildete dann eine Luftschicht unter dem Holz, welche natürlich der weiteren Imbibition ein Ziel setzte[2].

Auf dasselbe Princip lässt sich nun die Wasseraufnahme abgeschnittener belaubter Zweige zurückführen, welche mit ihrer unteren Schnittfläche in Wasser stehen. Es ist möglich, dass die Capillarität der Hohlräume der Gefässe und Holzzellen nebenbei mitwirkt, da aber, wie ich später zeigen werde, die Luft aus diesen nur sehr schwierig entweicht, so wird diese sich der Füllung mit Wasser entgegensetzen, und es wird der Wasserstrom von der aufnehmenden Wundfläche zu den transpirirenden Blättern doch vorzugsweise durch die Substanz der Zellwände sich bewegen müssen. Schon Hales hat im 2. Capitel seiner Vegetable staticks gezeigt, dass das Wasser von den Schnittwunden belaubter Aeste mit einer bedeutenden Hubkraft aufgesogen wird; indem er das saugende Ende in ein Rohr eindichtete und dieses, mit Wasser gefüllt, unten in Quecksilber tauchte, stieg letzteres der Verdunstung der Blätter entsprechend, und wurde also durch die Saugkraft (Imbibition) des Holzes gehoben; allein die so erhaltenen Hubhöhen sind meist unbedeutend und messen das Maximum der Imbibitionskraft nicht. Die gehobene Quecksilbersäule bewirkt nämlich einen abwärts gerichteten Zug, der auch auf die luftführenden Hohlräume der Pflanze (Gefässe) sich fortpflanzt, und da diese mit den Spaltöffnungen und mit den fast immer vorhandenen feinen Verletzungen communiciren, so dringt von aussen her Luft durch diese in die Gefässe und tritt durch die Schnittwunde in's Wasserrohr hinab, womit der Verlauf des Experimentes meist von selbst beendigt ist. Dass diese Deutung des Luftaustritts bei solchen Experimenten die richtige ist, zeigt unsere folgende Abhandlung.

4) Bewegung des Wassers im Holz durch Temperaturwechsel, vermittelt durch die Ausdehnung und Zusammenziehung der Luft in den Hohlräumen des Holzes. Ich zeigte

---

1) Ueber die Ursache des Saftsteigens in Sitzungsber. der kais. Akad. d. Wiss. Wien 1863. Bd. 48. Eine ähnliche Ansicht ist übrigens schon von Bischoff ausgesprochen (Mohl, Die veget. Zelle. p. 234), und von H. v. Mohl widerlegt worden.

2) Der bei dieser Gelegenheit erwähnte Versuch Hartig's (Bot. Zeitg. 1863. p. 285), von dem er glaubt, er spreche gegen die Durchbohrung der Tüpfel, beweist eher gerade diese letztere. Als er eine Querscheibe von Tannenholz (dem Gefässe und Harzgänge fehlen) als endosmotische Haut benutzte, über der sich Zucker- oder Gummilösung befand, so sank die Flüssigkeit einfach hinab, sie filtrirte durch diese Holzschicht, wenn diese aus ganz frischem Holz gemacht war, offenbar filtrirte sie durch die Löcher der Holzzellen; als er aber denselben Versuch mit vorher ausgetrocknetem Holze machte, trat Endosmose ein, die Lösung vermehrte ihr Volumen, das Wasser ging durch's Holz hinauf, wahrscheinlich weil an dem vertrockneten Holz die feinen Löcher der gehöften Tüpfel sich verstopft oder hinreichend verkleinert hatten.



(Botan. Zeitg. 1860. p. 253), dass Hölzer der verschiedensten Art, sowohl im frischen Zustand mit ihrem natürlichen Wassergehalt, als auch wenn dieser durch Abtrocknung vermindert, oder durch Liegen in Wasser weit über das natürliche Maass vermehrt ist, bei Temperaturerhöhung Wasser schnell austreten lassen, bei Temperaturerniedrigung fast ebenso schnell wieder Wasser einsaugen; es geschieht dies sowohl dann, wenn die Schnittwunde, durch welche das Wasser austritt, sich in Luft, als auch wenn sie sich unter Wasser befindet, und zwar wird dann im Inneren des Holzes das Wasser von der wärmeren Stelle zur kälteren getrieben, wie zumal aus dem Umstand hervorgeht, dass wenn man das eine Ende des Holzes tief in warmes Oel steckt, der Wasseraustritt am oberen in Luft befindlichen Schnitt erfolgt, während an dem in Oel getauchten Schnitt kein Wasser austritt. Die einfachste Methode, die genannten Veränderungen sichtbar zu machen, ist die, dass man im Winter oder Frühjahr frisch abgeschnittene Zweigstücke von 20—30 Cm. Länge und 2—3 Cm. Dicke in warmes Wasser von 20—25° C. eintaucht und nur die eine, wohl geglättete Schnittfläche über das Wasserniveau ragen lässt; hier tritt alsbald Wasser aus dem Holz hervor und sammelt sich zu einem oft hochgewölbten grossen Tropfen auf dem Querschnitt; gewöhnlich tritt hier wie an dem unter Wasser befindlichen Schnitt eine grosse Zahl feiner Luftblasen hervor. Nimmt man das Holzstück in diesem Zustand sammt dem auf dem oberen Querschnitt befindlichen, ausgetretenen Wasser heraus, und steckt ihn in Wasser von 0—4° C. wie vorhin, so dass der obere Querschnitt in der Luft bleibt, so bemerkt man, wie das ausgetretene Wasser in das Holz wieder einsinkt und wie endlich der Querschnitt völlig trocken wird, als ob er sorgfältig abgetrocknet worden wäre. Für die quantitative Bestimmung genügt es, die Holzstücke abwechselnd kurze Zeit in warmes und kaltes Wasser ganz unterzutauchen, jedesmal sorgfältig abzuwischen und zu wägen, wie folgendes Beispiel zeigt. Von unmittelbar vorher gefällten Bäumen wurden am Fusse der Stämme Querscheiben genommen: die Birkenscheibe hatte 24 Jahresringe, war 2 Cm. dick und hatte einen mittleren Durchmesser von 27 Cm.; sie wurde entrindet; die Rothbuchenscheibe hatte 26 Jahresringe und 26 Cm. mittleren Durchmesser bei 2,2 Cm. Dicke, die Rinde blieb am Holz; die Eichenscheibe zeigte 40 Jahresringe, wovon 6 weisser Splint, das übrige brauner Kern; sie war 2,3 Cm. dick und 27 Cm. breit. Nach den hier folgenden Wägungen wurde die Trockengewichtsbestimmung des Holzes gemacht und so folgende Tabelle berechnet.

100 Gramm frisches Holz, trocken gedacht, nahmen folgende Wassermengen auf:

Zeit des Liegens im Wasser.	Temperatur des Wassers R°.	Wassergehalt in Grammen.		
		Birke.	Buche.	Eiche.
5 Stunden	0°	75,594	69,651	82,670
1/4 »	24°	74,045	67,580	82,086
1/4 »	26°	74,045	67,580	82,086
1/4 »	0°	79,692	72,899	84,712
16 »	0°	82,947	75,604	86,755
1/2 »	24°	79,939	72,628	85,879
1/2 »	24°	79,677	72,110	85,296
1/2 »	0°	83,902	75,475	87,191
4 »	0°	85,451	77,673	87,630
1/2 »	24°	82,494	74,051	86,171

Das bei der angegebenen Temperaturerhöhung austretende Wasser beträgt einige Procent des gesammten Wassergehalts, und ist daher viel zu gross, als dass man es der Temperaturausdehnung des Wassers allein zuschreiben könnte; bei der Birkenscheibe ist die wirklich austretende Menge des Wassers siebenmal grösser, als der Wärmeausdehnung des Wassers entspricht. Die Quantität des bei Temperatursteigerung austretenden Wassers ist zudem nicht proportional dem Wassergehalt des Holzes, sie ist bei sehr wasserhaltigem Holz

nicht merklich grösser, als bei gewöhnlich feuchtem. Alle diese Erscheinungen stimmen vollkommen mit dem von Hofmeister bewiesenen Satze (Flora 1862. p. 105), dass der Wasseraustritt bei Temperaturerhöhung und die Einsaugung bei Abkühlung zum weitaus grössten Theil auf den Volumenänderungen der im Holz enthaltenen Luft beruhen. Ich habe in meiner gen. Arbeit gezeigt, dass eine lange Reihe von längst bekannten Erscheinungen, welche man ebenfalls mit dem Namen des Blutens bezeichnete, und die man früher zu grosser Verwirrung des Gegenstandes mit dem Bluten unter dem Einfluss der Wurzelkraft in eine Linie stellte, auf die Temperaturänderungen zurückzuführen sind[1]; zunächst ist dies überall da der Fall, wo abgeschnittene Aeste bei Erwärmung bluten, bei Abkühlung zu bluten aufhören. Aber auch bei eingewurzelten Stämmen kann das Bluten unter Umständen ganz oder zum Theil auf der durch Erwärmung ausgedehnten Luft der Hohlräume des Holzes beruhen; doch wird man im Allgemeinen den Antheil, den die letztere Ursache an der Erscheinung hat, darnach ermessen können, dass das Bluten, soweit es durch Erwärmung bewirkt wird, nachlassen und aufhören muss, sobald die Temperatur sinkt, und dass die Ausflussmenge in diesem Falle niemals mehr als wenige Procente des Frischgewichts der Pflanze betragen kann; trotzdem kann aber durch die blosse Erwärmung ohne Mitwirkung der Wurzelkraft eine namhafte Menge von Saft ausfliessen, wenn die Masse des Holzes gross ist, so dass das Phänomen eine grosse Aehnlichkeit mit dem Bluten durch Wurzeldruck darbietet. Eine Birke von 300 Pfund Gewicht könnte bei einer Temperaturerhöhung von 0 auf 14° R. im Frühjahr recht wohl 1—2 Pfund Saft aus einem Bohrloch fliessen lassen, ohne dass die Wurzelkraft dabei betheiligt wäre. Es ist mir übrigens unbekannt, welche Saftmengen man aus Birken und Zuckerahornen zu gewinnen im Stande ist und ob dieselben so gross sind, dass man ausser der hier besprochenen Ursache auch noch die Wurzelkraft mit in Betracht ziehen muss. Die durch Erwärmung und Abkühlung bewirkten Aenderungen des Luftdruckes im Holz werden sich natürlich auch auf das Quecksilber und Wasser eines Manometers geltend machen, wenn letzteres einem Bohrloch des Stammes oder einem Querschnitt desselben aufgesetzt wird. Jede Temperaturerhöhung wird einen von innen her wirkenden Drucküberschuss unter Wasserausscheidung, jede Abkühlung eine Druckverminderung im Inneren unter Wassereinsaugung zur Folge haben, es können sich diese Druckänderungen möglicherweise an demselben Manometer geltend machen, welches zur Beobachtung der Wurzelkraft aufgesetzt wurde. (Vergl. z. B. Hartig, Bot. Zeitg. 1861. p. 17.)

c. Transpiration.

§ 61. Das Streben des Wassers, an seiner Oberfläche Gasform anzunehmen, ist auch an der feuchten Oberfläche imbibirter Zellwände vorhanden. Die Oberflächen vieler oberirdischer Organe befinden sich aber nicht in diesem Zustand, wenn sie mit einer Cuticula überzogen sind, die vermöge ihrer fett- oder wachsartigen Bestandtheile der Imbibition kaum fähig, auf ihrer Oberfläche durch Quellungswasser nicht befeuchtet ist, wie auch die der Oberfläche solcher Organe adhärirende Luftschicht und ihre sehr schwierig zu bewirkende Benetzbarkeit darthut[2]. Aehnlich ist es bei den mit einem Periderm überzogenen Theilen, und bei den mit rissiger Borke bedeckten Stammorganen. Dagegen ist das Parenchym aller Organe von luftführenden Zwischenräumen durchzogen, welche in der ganzen

1) Belegstellen aus der alten und neuen Literatur s. in meiner gen. Abhandlung.

2) Bei den vorhandenen Angaben über Ausdunstung aus Blattoberseiten, deren Mesophyll keine Spaltöffnungen zeigt, scheint man bisher auf die Oberfläche der Blattnerven keine Rücksicht genommen zu haben, diese verhält sich aber gegen Berührung mit Wasser oft anders als die Oberfläche des Mesophylls und dies weist auf einen anderen Imbibitionszustand ihrer äusseren Hautschicht hin.



Pflanze unter sich und mit den Gefässen communiciren, und sich durch den Porus der Spaltöffnungen nach aussen hin öffnen. Jede Parenchymzelle grenzt mit einem mehr oder minder grossen Theil ihrer Oberfläche an einen dieser Intercellularräume, und so lange derselbe mit Wasserdampf nicht vollständig gesättigt ist, wird das Imbibitionswasser derselben an dieser Stelle der Oberfläche in den Zwischenraum hinein verdampfen. Die in dem System der Intercellularräume herrschende Dampfspannung wird beständig einen Theil des Dampfes zu den Spaltöffnungen und den an älteren Theilen fast nie fehlenden Verletzungen hinaustreiben. Temperaturschwankungen und barometrische Druckänderungen der Luft müssen dazu beitragen, die in den Zwischenräumen des Gewebes enthaltene Luft in Bewegung zu setzen und so den Wasserdampf entfernen helfen. Aber auch der Spannungszustand der Zellen selbst kann eine Vermehrung oder Verminderung ihrer Verdunstung bedingen; bei grösserem Druck des Zellsafts auf die Haut wird die Imbibitionsflüssigkeit derselben leichter nach aussen treten und an der Verdunstungsfläche die disponible Feuchtigkeit vermehren. Die zunehmende Weite der Intercellularräume bedingt im allgemeinen, dass ein grösseres Flächenstück der angrenzenden Parenchymzellen als Verdunstungsfläche wirkt und zugleich wird die Bewegung und Erneuerung der Luft in geräumigeren Zwischenräumen und damit die Fortschaffung des Dampfes erleichtert. In gleichem Sinne wirkt die Zahl und Grösse der Spaltöffnungen. Beiderlei die Verdunstung begünstigende Umstände finden sich in den grünen Laubblättern und den sie substituirenden Organen mehr als sonst wo in der Pflanze realisirt; so dass wir ohne grosse Ungenauigkeit zur Bequemlichkeit des Sprachgebrauchs die Belaubung kurzweg als das Transpirationsorgan bezeichnen können. — Wenn die chlorophyllhaltigen Zellen des Blattparenchyms in die verhältnissmässig grossen Intercellularräume hinein Wasserdunst entweichen lassen, so wird zunächst ihre Haut wasserärmer und sie kann den Verlust auf zweierlei Art decken; einmal kann sie mit ihrer inneren Fläche Wasser aus dem Zellsaft aufsaugen und dieses quer durch ihre Substanz bis nach aussen leiten, ausserdem kann sie aber auch den mit Wasser reichlich imbibirten Wänden benachbarter Zellen, mit denen sie in Berührung steht, Wasser durch Imbibition entziehen. Die Holzelemente der Gefässbündel, welche das Blatt durchziehen, sind die Wasser zuleitenden Organe und aus ihnen werden zunächst die benachbarten Parenchymzellen ihren Transpirationsverlust decken; diejenigen Parenchymzellen aber, welche von den Gefässbündeln durch andere ihres gleichen getrennt sind, werden ihren Wasserverlust zunächst aus diesen Nachbarn decken und diese veranlassen, das für beide nöthige Wasser aus dem Holzbündel des nächsten Fibrovasalstranges zu nehmen. Dass diese Fortleitung des Wassers vom Bündel durch die nächsten Zellen zu den entfernteren hin, durch Endosmose d. h. durch Vermittelung des Zellinhaltes geschehe, ist möglich, aber ebenso denkbar und der Geschwindigkeit des Vorgangs entsprechender ist auch hier die Annahme, dass die Wasserbewegung vorzugsweise durch die Substanz der Zellhäute von einer Zelle auf die andere übergeht.

Die Zahl der Arbeiten über Transpiration ist ungemein gross und die Beobachtungen darüber reichen bis in die erste Jugend unserer Wissenschaft hinauf. Trotzdem, oder vielleicht eben darum sind hier die fundamentalen Begriffe noch wenig geklärt, zumal fehlt es an Untersuchungen, welche eine genaue Analyse der complicirten Transpirationswirkungen

ermöglichen. Bei Beobachtungen an ganzen Pflanzen kommen ausser der Thätigkeit der transpirirenden Zellen selbst und neben den verschiedenen äusseren Einflüssen auch noch die Thätigkeit der Wurzel und der leitenden Holztheile mit in Betracht. Meist ging das Bemühen der Beobachter mehr dahin, die Wassermenge zu bestimmen, welche eine Pflanze oder eine mit Pflanzen bedeckte Bodenfläche während einer Vegetationsperiode verdunstet, also auch aus dem Boden aufnimmt und durch die leitenden Organe emporhebt. Wenn es zu bestimmten Zwecken auf die Gewinnung eines Maximal- oder Minimalwerthes, oder eines sehr ungenauen Mittelwerthes ankommt, sind derartige Beobachtungen immerhin werthvoll; sobald sie aber den Anspruch erheben, eine grosse Genauigkeit zu bieten, verlieren sie ihre Brauchbarkeit zu solchen Zwecken, wo es auf genaue Zahlen ankommt. Bei dem enormen Einfluss, den die Feuchtigkeit der Umgebung, die Beleuchtung und Temperatur auf die Transpirationsgrössen üben, bei der Ungleichheit dieser Verhältnisse an verschiedenen Wohnorten einer Pflanze, wo sie überall gut gedeiht (unsere Getreidearten, Obst, Coniferen), bei der Verschiedenheit derselben an gleichem Ort in verschiedenen Jahren, ist es gewiss, dass ein und dieselbe Pflanzenart je nach Umständen und bei gleich gutem Gedeihen, bald sehr grosse, bald kleine Wassermengen während einer Vegetationsperiode verdunstet und aus dem Boden aufnimmt.

Die im folgenden Paragraphen zusammengestellten allgemeinen Sätze über die Transpiration stützen sich ausser auf meine eigenen Beobachtungen und die noch zu nennenden Arbeiten Anderer auf die Angaben folgender Autoren: Mariotte (Essays de physique. I ess. de la végét. des pl. Paris 1679. 12. p. 98) scheint der erste gewesen zu sein, der die Wasserausdunstung der Pflanzen wissenschaftlich zu bestimmen suchte; er brachte Zweige in Recipienten, an deren Wänden sich der ausgehauchte Wasserdampf condensirte; das so gewonnene Wasser wurde gesammelt. Dieselbe Methode wandte später Guettard (Mém. de l'Acad. des sc. de Paris 1748 u. 1749) an, um den Einfluss des Lichts auf die Transpiration zu bestimmen. Welchen Aufschwung dieser Theil der Wissenschaft durch die Arbeiten von Stephan Hales (Statical essays, erste Ausgabe 1726) nahm, und wie nachhaltig diese Arbeiten bis auf unsere Zeit gewirkt haben, ist bekannt. Bonnet (Usage des feuilles. V. Abh.) suchte das Verhältniss der Ausdunstung der Ober- und Unterseite der Blätter zuerst zu bestimmen; wenig Brauchbares leistete Senebier (Physiol. végét. Genève. 8. Vol. IV. Chap. VI); Dutrochet, obwohl nicht frei von manchen Vorurtheilen, drang dennoch in einige der wesentlichsten Fragen tiefer ein als seine Vorgänger (Mémoires pour servir à l'hist. u. s. w. I. p. 389 ff.); eine geordnete und kritische Darstellung, allerdings nicht frei von Fehlern, gab Meyen (Pflanzenphysiol. 1838. II. Cap. III); was P. De Candolle über Transpiration sagt, ist kaum mehr als ein blosses Referat (Physiol. végét. Paris 1832. I. Livre II). Die beste zusammenhängende Darstellung, auf zahlreiche eigene Beobachtungen gestützt, findet sich bei Unger (Anat. u. Physiol. der Pflanzen. 1855. § 173 und Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wiss. Bd. XLIV. Heft II).

§ 62. Abhängigkeit der Transpirationsgrösse von verschiedenen Umständen. *a)* Man nimmt gewöhnlich an, dass ceteris paribus die Transpiration der Grösse der Blattfläche proportional sei; bei der Ungleichartigkeit der letzteren in sich und bei dem Umstand, dass die Verdunstung nicht an der Oberfläche, sondern an den Intercellularräumen stattfindet, kann die Annahme jener Proportionalität als eine unvollkommene, nur in Ermangelung einer besseren gelten; ähnliche Bedenken stellen sich der Annahme entgegen, dass die Transpiration ceteris paribus dem Gewicht oder dem Volumen der verglichenen Blätter proportional sei. Damit ist von vornherein die Basis für die Gewinnung genauer Zahlen durch Vergleichung verschiedener Blätter dem Experimentator entzogen, und Alles was man in dieser Richtung sagen kann, beruht mehr auf Vergleichung zahlreicher Beobachtungen und auf einem gewissen Scharfblick des



Beobachters. Wo es möglich ist, mit demselben Blatt oder derselben Pflanze in raschem Wechsel verschiedene Beobachtungen zur Vergleichung äusserer Einflüsse anzustellen, fallen die angeregten Bedenken natürlich von selbst weg. In solchen Fällen kann man von dem Apparat Fig. 25 Gebrauch machen. Durch den Kork des Gefässes g ist ausser dem transpirirenden Blatte noch das dünne Thermometer t eingeführt; das letztere ist durch eine weiche Verschmierung in dem Loch des Korks luftdicht aber verschiebbar befestigt. Das Rohr wird vor dem Aufsetzen des Korkes mit Wasser (oder einer Salzlösung) gefüllt. An dem offenen dünnen Schenkel bringt man oberhalb und unterhalb des Niveaus von g eine Marke an (a und b) und notirt die Zeit, welche nöthig ist, damit das Wasser von a bis b hinabsinke, wobei die Wärmeausdehnung nach der Temperaturangabe des Thermometers in Rechnung zu ziehen ist; am besten ist es, die Temperaturschwankungen bei diesen ohnehin kurzen Beobachtungen zu vermeiden. Ist das Wasser durch Saugung des Blattes bis auf b hinabgesunken, so schiebt man das Thermometer tiefer hinab in das Gefäss g, bis das Wasser im anderen Schenkel wieder auf a steht; und beobachtet auf's Neue die Zeit, welche das Blatt braucht, um durch seine Saugung das Wasser bis b sinken zu lassen. Wenn das Rohr a b eng, das Blatt gross ist, so braucht man zu einer Beobachtung meist nur wenige Minuten, und man kann auf diese Weise in kurzer Zeit eine Beobachtungsreihe herstellen, indem man z. B. abwechselnd das Blatt (bei Beschattung von g) der Sonne oder dem Schatten aussetzt, den Apparat in einen feuchten oder trockenen Raum stellt. Nimmt man statt g ein kleines Standglas, an welches man ein kleines Manometerrohr seitlich anbringt, und ist dieses calibrirt und nach einer bestimmten Volumeneinheit eingetheilt, so kann man den Apparat auf die Wage stellen und gleichzeitig an dem offenen Schenkel das Volumen des eingesogenen Wassers, an dem Gewichtsverlust aber die Transpirationsgrösse beobachten und so Einnahme und Ausgabe des Blattes vergleichen, die bei kurzen Beobachtungszeiten meist differiren. Der Apparat Fig. 25 kann auch mit Vortheil bei Collegienversuchen verwendet werden, wenn es darauf ankommt, die Saugung und Transpiration überhaupt sichtbar zu machen; nimmt man dann statt des Blattes eine grössere belaubte Pflanze, so sieht man das Wasser von a rasch hinab sinken. Giesst man in den offenen Schenkel Quecksilber, so kann man auch die **Kraft** der Saugung durch die Hebung desselben in kurzer Zeit sichtbar machen. — Verlangt es der Zweck der Beobachtung, mit

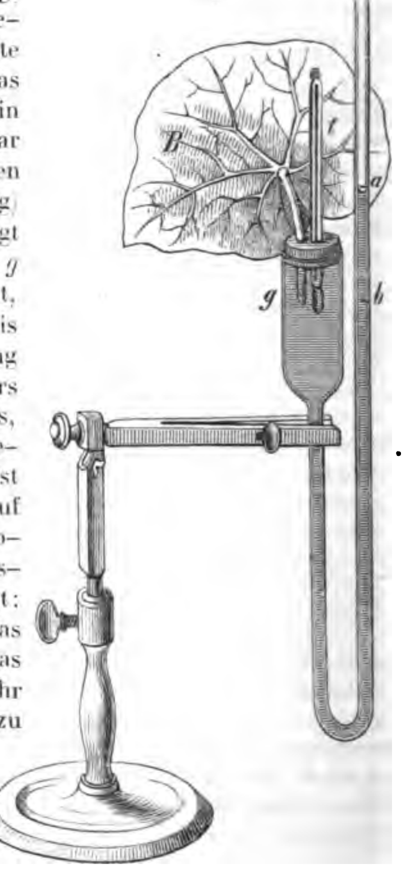


Fig. 25

einer ganzen eingewurzelten Pflanze zu operiren, so ist es (abgesehen von besonderen Fällen) nicht nur bequemer, sondern führt auch zu genaueren Resultaten, wenn man kleine Exemplare in möglichst leichten Glastöpfen, in denen sie erwachsen sind auf die Wage stellt, die für solche Versuche geeignet sein muss. Der Glastopf muss einen abgeschliffenen Rand haben, auf welchen ein Glasdeckel passt; der letztere ist in der Mitte durchbohrt und halbirt; am besten ist es, die Halbirung durch Bruch zu bewirken, damit bei dem Auflegen der Hälften die Bruchflächen genau aufeinander passen. Eine Verschmierung muss alle grösseren Lücken schliessen, darf aber nicht luftdicht sein, die Luft muss in den Topf in dem Maasse eindringen können als die Wurzeln das Wasser aus der Erde desselben aufsaugen, wozu eine äusserst feine Oeffnung hinreicht. Für manche Versuche ist es nöthig, dass der Deckel des Topfes ein Loch zur Einsenkung eines kleinen Thermometers in die Erde des Topfes habe und soll der Versuch längere Zeit dauern, will man z. B. den Einfluss trockenen und feuchten Bodens prüfen, so ist es gut dem Deckel noch ein drittes Loch zur Einführung eines kleinen Trichters zu geben, durch welchen man die Erde begiesst; in den Zwischenzeiten kann das Loch durch einen Kork verstopft werden.

β) Unter gleichen äusseren Umständen darf die Transpiration eines Blattes oder einer ganzen Pflanze der Zeitdauer nicht ohne Weiteres proportional gesetzt werden; handelt es sich um sehr kurze Zeiten (Minuten und Stunden) so kann der Fehler wohl vernachlässigt werden, handelt es sich aber um Vergleichung von Zeiträumen, welche $^1/_4$ oder $^1/_2$, oder $^3/_4$ eines Tages umfassen, so fällt die Proportionalität zwischen Zeit und Transpiration bei gleichen äusseren Umständen, weg, weil wahrscheinlich in der Pflanze selbst Ursachen thätig sind, welche einen periodischen Wechsel in der Ausgiebigkeit der Verdunstung bewirken (unabhängige Periodicität); kommt es endlich darauf an, an einer und derselben Pflanze vergleichende Beobachtungen über die Wirkung äusserer Einflüsse zu machen, wobei mehrere Tage verstreichen, so ist zumal bei hoher Temperatur zu beachten, dass sich die Pflanze dabei weiter entwickelt, dass ihre Blattfläche sich ändert, dass die früher jungen Blätter alt werden u. s. w. wobei die Transpiration selbst Veränderungen erfährt. In solchen Fällen, wo längere Beobachtungszeiten nöthig sind, kann man daher verschiedene Exemplare derselben Art beobachten und vergleichen, vorausgesetzt, dass sie in ihren sonstigen Verhältnissen nahezu übereinstimmen. Die gewonnenen Zahlen werden aber immer nur unter gewissen Rücksichtsnahmen brauchbar sein.

γ) Dass bei gleicher Oberfläche oder gleichem Gewicht oder Volumen der Blätter oder Pflanzen die Transpiration je nach der specifischen Natur derselben verschieden sei, wurde schon von den ältesten Beobachtern erkannt, da die Unterschiede meist sehr auffallend sind. Im Allgemeinen lässt sich etwa sagen, dass die Laubblätter schnellwachsender Pflanzen von zarter »krautiger« Natur meist am stärksten transpiriren, so dass in wenig Tagen das verdunstete Wasser ein Multiplum von dem Frischgewicht der ganzen Pflanze sein kann; die lederartigen, mit dicker glänzender Cuticula überzogenen immergrünen Blätter verdunsten meist viel langsamer, ebenso die succulenten, sehr dicken Blätter und Stammtheile.

δ) Der verschiedenen Organisation der Ober- und Unterseite desselben Blattes entspricht eine verschieden ausgiebige Transpiration beider, wie schon Bon-

net[1]) fand, durch Unger[2]) und Garreau[3]) bestätigt wurde. Die letztgenannten Forscher fanden keine Proportionalität zwischen der Zahl der Spaltöffnungen und der Transpirationsgrösse beider Seiten, wohl aber entspricht der an Poren reicheren Unterseite auch eine reichlichere Verdunstung aus dieser; eine wirkliche Proportionalität ist aber auch bei so complicirten Verhältnissen nicht zu erwarten und wenn auch die Spaltöffnungen die Austrittswege für den im Inneren des Gewebes entwickelten Wasserdampf sind, so wird doch ausser der Zahl jener, auch die Weite und Form der Intercellularräume, welche zu den Spaltöffnungen hinführen, auf die Geschwindigkeit des Austritts des Wasserdampfes Einfluss nehmen. Z. B. nach Garreau:

		Verhältnisszahl der Spaltöffnungen	Verhältnisszahl der Transpiration
Atropa Belladonna	oben	10	48
	unten	55	60
Nicotiana rustica	oben	15	57
	unten	20	80
Dahlia variabilis	oben	22	50
	unten	30	100
Canna aethiopica	oben	0	5
	unten	25	35
Tilia europaea	oben	0	20
	unten	60	49

Garreau verwendete zu diesen und ähnlichen Bestimmungen den Apparat Fig. 26. Zwei kleine tubulirte Glocken, von gleichem Umfang an der Basis, *a* und *b* werden auf der Ober- und Unterseite des Blattes mittels eines unschädlichen weichen Kittes befestigt; die untere wird von dem Ständer *h* getragen; durch die Korke *k k* sind zwei kleine offene Manometer *q q* geschoben und jede Glocke enthält ein Schälchen mit Chlorcalcium, dessen Gewichtszunahme die transpirirte Wassermenge ausdrückt.

ε) Eine Abhängigkeit der Transpirationsgrösse vom Alter oder den Entwickelungszustand der Organe ist gewiss vorhanden, etwas Genaues lässt sich aber nach den vorhandenen Beobachtungen darüber noch nicht aussagen; es scheint, dass sehr junge Blätter für die Flächeneinheit weniger transpiriren als völlig erwachsene und dass alte Blätter wieder nachlassen.

ζ) Alle Beobachter stimmen darin überein, dass die Luftfeuchtigkeit einen sehr merklichen Einfluss auf die Verdunstungsgeschwindigkeit der Pflanzen äussert, dass mit zunehmender Annäherung des Wassergehalts der Luft an den Sättigungsgrad derselben die Transpiration abnimmt, dass Trockenheit der Luft sie steigert. Aber selbst in einer beinahe mit Wasserdampf gesättigten Luft ist die Transpiration noch immer merklich und es ist selbst nicht unmöglich, dass unter Umständen eine Pflanze sogar in einer mit Wasserdampf gesättigten Luft transpirirt, nämlich dann, wenn ihr Inneres wärmer ist als diese gesättigte Luft, der in den Intercellularräumen entwickelte Dampf also eine höhere Spannung hat als der umgebende und folglich durch die Spaltöffnungen austreten kann, um

1) Usage des feuilles V. Satz LXXXVIII.
2) a. a. O. p. 334.
3) Garreau, Ann. des sc. nat. 1850.

sich dann zu condensiren. Die Annahme einer höheren Temperatur im Inneren der Pflanze ist aber da erlaubt, wo eine lebhafte Kohlensäurebildnng durch Athmung in lebenskräftigen Geweben stattfindet. Dass diese Annahme für den warmen Kolben der Arumarten sich selbst rechtfertigt, liegt auf der Hand und wenn die Temperaturerhöhung durch Athmung im Inneren des Gewebes auch nur $^1/_{10}$ oder $^1/_{20}$ °C. beträgt, so muss sie ebenfalls noch giltig sein; dass aber Wärmeentwickelung in lebenden Pflanzen vorkommt, ist bei der Kohlensäurebildung in ihnen und nach den von guten Beobachtern gemachten Angaben gewiss. Ich habe die Transpiration im dampfgesättigten Raume[1]) früher als ein Maass der in der Pflanze entwickelten Eigenwärme empfohlen und der Gedanke ist auf jeden Fall nicht von der Hand zu weisen; doch waren meine Versuche, auf die ich mich stützte, nicht zahlreich genug und mit Recht machte man geltend, es müsse die Temperaturschwankung der die Pflanze umgebenden Luft noch mehr vermieden werden. Da die in der Pflanze durch den chemischen Process entwickelte Wärme sich sogleich dem Zellsaft und der Imbibitionsflüssigkeit des Parenchyms mittheilt, so wird sie leicht zur Bildung von Dampf verwendet werden und ebendeshalb die Messung der Eigenwärme mit thermometrischen Apparaten grossen Schwierigkeiten unterliegen; zudem kann an einzelnen beschränkten Stellen des Gewebes die Wärmebildung durch den chemischen Process wirklich lebhaft sein, aber das geringe in einigen Zellen gebildete Wärmequantum muss sich alsbald durch grössere Gewebemassen verbreiten und wird, wenn diese nicht auch Wärme entwickeln, vielleicht gar entgegengesetzte Vorgänge stattfinden lassen, eine nur verschwindende Temperaturerhöhung für unsere thermometrischen Apparate hervorbringen. Selbst die Spitze einer Dutrochet'schen thermoelektrischen Nadel bedarf eines namhaften Wärmequantums um einen Ausschlag der Galvanometernadel zu bewirken, wenn man daran denkt, dass das dazu nöthige Wärmequantum vielleicht in einer mikroskopisch dünnen Zellschicht frei

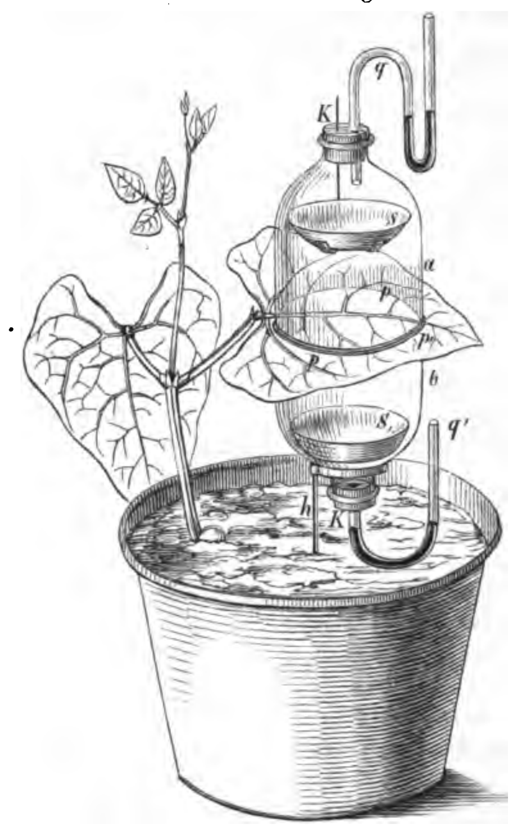


Fig. 26.

1) J. Sachs: »Ueber eine Methode, die Quantitäten der vegetabil. Eigenwärme zu bestimmen« in Sitzungsber. der kais. Akad. d. Wiss. Wien 1857. Bd. XXVI. 326.

wird, die selbst von anderen Zellen umgeben sein kann, wo keine Wärmebildung stattfindet. Die theoretische Berechtigung dieser Betrachtungen ist unbestreitbar und ihre Richtigkeit oder Unrichtigkeit wird nur durch sehr sorgfältige Untersuchungen zu entscheiden sein; die dazu nöthige Genauigkeit können Böhm's Versuche[1]), welche meine Ansicht widerlegen sollen, keineswegs beanspruchen.

η) Die Höhe der constant gedachten Temperatur übt innerhalb gewisser Grenzen einen sehr merklichen Einfluss auf die Verdunstungsgeschwindigkeit, doch fehlt es auch hier noch an genauen Zahlenangaben, die unter Voraussetzung der unter α und β genannten Vorsichtsmaassregeln nur dann einen Werth haben, wenn zugleich Bestimmungen der Luftfeuchtigkeit dicht neben der Pflanze gemacht werden. Die Temperaturschwankungen an sich können die Transpiration ebenfalls beeinflussen; durch eine rasche Steigerung der Temperatur der Luft wird diese relativ trockener und die Verdunstung demgemäss beschleunigt; durch ein schnelles Sinken der Lufttemperatur kann diese ihrem Sättigungsgrad für Wasserdampf nahe gebracht werden oder selbst zur Thaubildung gelangen, wodurch die Transpiration plötzlich vermindert wird.

ϑ) Eine hervorragende Wirkung auf die Transpiration übt die Intensität des Lichts, welches die Blätter trifft. Es ist aber nach dem bis jetzt vorliegenden Material noch zweifelhaft, ob das Licht als solches oder vermöge seiner erwärmenden Wirkung die Transpiration steigert. Dass eine Pflanze oder ein einzelnes Blatt, welche man abwechselnd dem directen Sonnenlicht und dem Schatten oder der Finsterniss aussetzt, jedesmal eine sehr auffallende Steigerung der Transpiration zeigt, wenn sie den Sonnenstrahlen unmittelbar ausgesetzt wird und dass diese Steigerung schon in wenigen Minuten merklich ist, kann leicht constatirt werden; hier aber liegt die Vermuthung nahe, dass die Erwärmung des transpirirenden Gewebes die Hauptursache der Steigerung sei; wenn es sich dagegen bestätigen sollte, dass das diffuse Tageslicht z. B. in einem Zimmer schon binnen kurzer Zeit begünstigend wirkt im Vergleich zu tiefer Finsterniss, so wäre (bei der fast verschwindenden Erwärmung, welche das diffuse Licht bewirkt) der Einfluss des Lichts als solcher erwiesen. Dabei ist aber zu beachten, dass die Temperatur der Pflanze zur Herstellung dieses Beweises in beiden Fällen (bei der Beobachtung im Finstern und im diffusen Licht) durchaus gleich sein muss, dass die Luftfeuchtigkeit sich nicht ändern darf; letzteres geschieht aber, wenn man die Pflanze, um sie zu verdunkeln, unter einen Recipienten bringt oder sie überhaupt in einen engeren Raum stellt. Bei meinen vor fünf Jahren gemachten Versuchen ist es mir nicht gelungen, diese Forderungen zu erfüllen und auch die Angaben früherer Beobachter sind nicht überzeugend für die hier angeregte Frage[2]). — Da es so misslich steht, mit der Kenntniss des Lichteinflusses überhaupt, so ist noch weniger Sicheres zu erwarten über die verschiedene Wirkung der verschiedenen Lichtfarben auf die Transpiration: Ch. Dau-

1) Böhm: »Ueber die Ursache des Saftsteigens in den Pflanzen, »in Sitzungsber. d. kais. Ak. d. Wiss. Bd. 48. 1863.«

2) So die Versuche Guettards (bei Du Hamel Ph. des arb. I. 145 und Meyen II. 104) ebenso die P. De Candolle's (in Mém. prés. à l'acad. des sc. par divers savants 1806. T. I. 335), noch weniger die von Senebier (Physiol. végét. IV. 61).



beny[1], der sich mit dieser Frage beschäftigte, drückt sich sehr vorsichtig aus und die Beobachtung bei verschiedenfarbigem Licht führte zu keinem constanten Resultat. — Die Vergleichung der Transpiration einer Pflanze bei Tag und Nacht führt zu keinem bestimmten Resultate, da sich hier die in der Nacht gewöhnlich eintretende, wenn auch geringe Temperaturerniedrigung, die Zunahme der Luftfeuchtigkeit und die Wirkung der unabhängigen Periodicität in der Pflanze summiren (um die Verdunstung) herabzudrücken. — Dass das Licht als solches mittelbar einen Einfluss auf die Transpiration üben muss, folgt daraus, dass bei länger dauernder Beleuchtung oder Verfinsterung der ganze Gang der Vegetationsprocesse wesentliche Aenderungen erfährt, die nicht ohne Einfluss auf die Transpiration bleiben können.

Um, abgesehen von all jenen Bedenken, zu zeigen, wie ungefähr die Transpiration durch Beleuchtung der Blätter und durch die Temperatur verändert wird; führe ich folgende von mir gemachte Beobachtungen an: die Pflanzen waren in Glastöpfen in Erde erwachsen, die Beobachtungen wurden in einem geheizten Zimmer gemacht, wobei die Pflanzen während der Versuchsdauer auf der Wage stehen blieben; das Thermometer hing neben der Pflanze.

Brassica oleracea: November 1859.

Zeit.	Beleuchtung.	Temp. R⁰. in Luft.	Verdunstung der Pflanze per Stunde.
5^h ab. bis 8^h fr.	finster	14^0—$6,8^0$	1,1 Grmm.
8^h fr. bis 9^h fr.	hell (diffus)	$14,5^0$	4,5 »
9^h fr. bis 10^h fr.	hell (diffus)	$14,5^0$	4,5 »
10^h fr. bis 11^h fr.	Insolation	$18,5^0$	13,0 »
11^h fr. bis 12^h m.	Insolation	$16,6^0$	17,0 »
12^h m. bis $1\frac{1}{2}^h$ nm.	hell (diffus)	$15,2^0$	7,6 »
$1\frac{1}{2}^h$ nm. bis $2\frac{1}{2}^h$ nm.	hell (diffus)	$15,0^0$	8,0 »
$2\frac{1}{2}^h$ nm. bis 4^h ab.	hell (diffus)	4^0—$3,5^0$	1,66 »
4^h ab. bis 5^h ab.	Dämmerung	$11,8^0$	1,5 »

Nicotiana Tabacum: November 1859.

Zeit.	Beleuchtung.	Temp. R⁰. in Luft.	Verdunstung der Pflanze per Stunde.
$8\frac{1}{4}^h$ fr. bis $9\frac{1}{4}^h$ fr.	hell (diffus)	$12,9^0$	0,30 Grmm.
$9\frac{1}{4}^h$ fr. bis $10\frac{1}{4}^h$ fr.	Insolation	$15,5^0$	0,50 »
$10\frac{1}{4}^h$ fr. bis $11\frac{1}{4}^h$ fr.	Insolation	18.5^0	0,75 »
$11\frac{1}{4}^h$ fr. bis $11\frac{3}{4}^h$ fr.	Insolation	$16,5^0$	1,50 »
$11\frac{3}{4}^h$ fr. bis $12\frac{1}{4}^h$ m.	hell (diffus)	15^0	0,60 »
$12\frac{1}{4}$ m. bis $1\frac{1}{2}^h$ nm.	hell (diffus)	15^0	0,24 »
$1\frac{1}{2}^h$ nm. bis 3^h nm.	hell (diffus)	15^0	0,20 »
3^h bis 4^h nm.	hell (diffus)	$12,5^0$	0,20 »
4^h ab. bis 5^h ab.	Dämmerung	$11,3^0$	0,10 »

1) Die wahrscheinliche Existenz einer periodisch wirkenden, von Licht, Luftfeuchtigkeit und Temperatur unabhängigen, Ursache, durch welche die Transpiration einer Pflanze täglich steigt und fällt, wurde zuerst von Unger (Anat. u. Phys. d. Pfl. p. 333) angenommen: »Die Transpiration, sagt er, geht nicht in gleichmässiger Folge vor sich, sondern steigt und fällt trotz aller hemmenden und begünstigenden Nebeneinflüsse in den verschiedenen Stunden des Tags so,

1) On the action of light etc. Philos. Transact. of the royal society of London 1836. P. I. 149 ff.



dass innerhalb 24 Stunden stets ein Maximum und ein Minimum eintritt.« Jenes fällt nach Unger auf die Tagesstunden 12—2, dieses erfolgt in der Nacht.

Meine in dieser Richtung gemachten Versuche haben den Zweifel, dass eine kleine Temperaturschwankung (verbunden mit Feuchtigkeitsänderung der Luft) bei dem periodischen Wechsel der Transpiration mitwirke, nicht zu beseitigen vermocht; doch ist die tägliche Periode trotzdem wahrscheinlich vorhanden, wenigstens leitet die Analogie mit der periodischen Bewegung der Blätter und der von Hofmeister entdeckten Periodicität der Wurzelkraft zu dieser Annahme.

Bei der folgenden, 1859 ausgeführten Beobachtungsreihe stand die kleine im Glastopf erwachsene Pflanze in einem finsteren Zimmer, dessen Fensterladen geschlossen war.

Nicotiana Tabacum 1859.
Im Finstern.

Tag.	Stunde.	Temp. R⁰.	Verdunstung in 1 Stunde.	Tageszeit.
29. Octbr.	3—4h p. m.	15—16⁰	300 Milligr.	Abend.
30. »	bis 9h a. m.	7⁰	93 »	Nacht.
»	bis 11h a. m.	8⁰	125 »	Morgen.
»	bis 5h p. m.	8,3⁰	50 »	Nachmittag.
31. »	bis 9h a. m.	7,0⁰	78 »	Nacht.
31. »	bis 10h a. m.	8,5⁰	300 »	Morgen.

Bei den folgenden Beobachtungen stand die Pflanze in den Zwischenzeiten in einem grossen hölzernen Schrank in einem schwachbeleuchteten Zimmer, sie wurde nur für die Wägung, die etwa 1 Min. in Anspruch nahm, herausgestellt. Das Thermometer hing im finstern Raum neben der Pflanze.

Brassica oleracea 1859.
Im Finstern.

Tag.	Stunde.	Temp. R⁰.	Verdunstung in 1 Stunde.	Tageszeit.
12—13. Nvbr.	5 p. m. — 8 a. m.	5,0⁰	1,77 Grmm.	Nacht.
13. Nvr.	8—10 a. m.	5,6⁰	3,25 »	Vormittag.
»	10—11 a. m.	5,8⁰	3,00 »	
»	11—12 m.	5,9⁰	4,50 »	Mittag.
»	12—2 p. m.	5,9⁰	4,60 »	
»	2—4 p. m.	5,9⁰	3,15 »	Abend.
»	4—6 p. m.	5,2⁰	3,00 »	
13—14. Nvbr.	6 p. m. — 8 a. m.	5,0⁰	2,71 »	Nacht.
14. Nvbr.	8 a. m. — 3 p. m.	4,4⁰	2,86 »	Tag.
»	3—5 p. m.	4,0⁰	3,0 »	
14—15. Nvbr.	5 p. m. — 8 a. m.	3,5⁰	2,08 »	Nacht.

Zu ähnlichen Ergebnissen führten einige andere Versuchsreihen; aber niemals war es mir möglich die Temperaturschwankungen völlig zu beseitigen.

x) Denkt man sich das von der Flächeneinheit eines Blattes während gegebener Zeit transpirirte Wasser auf dieser Fläche als Wasserschicht ausgebreitet, so lässt sich die Höhe derselben vergleichen mit der Höhe derjenigen Wasserschicht, welche von einem freien Wasserniveau während derselben Zeit und unter gleichen Umständen abdunstet; man gewinnt so eine wenn auch nicht genaue doch praktisch verwendbare Vorstellung von der relativen Geschwindigkeit

der Verdunstung der Pflanze und des freien Wassers. Nach Unger (a. a. O. p. 332) verdunstet im Mittel das freie Wasserniveau ungefähr eine dreifach so hohe Wasserschicht als die Blattfläche; zuweilen aber das 5—6fache. Ich stellte 1856 (September) einen unten schief abgeschnittenen Silberpappelzweig am offenen Fenster in Wasser; er war 135 Ctm. hoch und hatte eine Blattfläche von 2700 □ Ctm.[1]), von welcher in 110 Stunden 480 C. Ctm. Wasser abdunsteten; dieses Volumen auf einer Fläche von 2700 □ Ctm. ausgebreitet, giebt eine Wasserschicht von 1,8 Mill. Höhe. In einem mit Wasser gefüllten weiten Glascylinder verdunstete daneben in derselben Zeit eine Schicht von mehr als 5 Mill. Höhe, die also 2,8 mal so hoch war als die auf der Blattfläche gedachte Schicht. — Eine am Wurzelhals abgeschnittene blühende Sonnenrose (Helianthus annuus) von 140 Ctm. Stammhöhe sog binnen 118 Stunden ein Wasservolumen von 1100 C. Ctm. auf und transpirirte es. Die Fläche der Blätter und Hüllen des Blüthenkopfes betrug 4920 □ Ctm.; demnach würde das aus der Pflanze transpirirte Wasser eine Schicht von 2,23 Mill. Dicke auf der Blattfläche gebildet haben, in derselben Zeit erniedrigte sich ein freies Wasserniveau um 5,3 Mill. — Nun verdunstet aber das Wasser nicht von der gemessenen Oberfläche der Pflanze, sondern von den Wandungen der Intercellularräume, die in einem derartigen Blatte eine weit grössere Oberfläche bilden als die äussere Blattfläche; man wird nicht zu hoch greifen, wenn man annimmt, dass die gesammte Fläche der Intercellularräume mindestens 10 mal so gross ist als die der Cuticula desselben Blattes. Daraus folgt dann, dass die Verdunstung aus den Parenchymzellen zu der einer freien Wasserfläche sich verhielt wie $^1/_{28}$ zu 1 (Silberpappel) und wie $^1/_{23}$ zu 1 (Sonnenrose); die Abdunstung an den Wänden der Intercellularräume war also unter dieser Voraussetzung 28 bis 23 mal langsamer als die eines freien Wasserniveaus. Diese langsame Verdunstung aus den Zellwänden kann z. Th. daher rühren, dass die Intercellularräume mit Wasserdampf fortwährend beinahe gesättigt sind, wie dies ohnehin zu erwarten ist, wahrscheinlich aber auch daher, dass die lebenden Zellwände das Wasser festhalten und der Verdunstung desselben Hindernisse bereiten, da H. v. Mohl und andere Beobachter gezeigt haben, dass bei getödteten Blättern die Verdunstung des Zellwassers bedeutend schneller stattfindet als bei lebenden.

Eine todte thierische Haut setzt dagegen der Verdunstung des von ihr imbibirten Wassers kein Hinderniss entgegen, vielmehr fand ich, dass für gleiche Flächen die Verdunstung aus einer imbibirten Haut bedeutend grösser ist als von dem freien Wasserniveau, was ich dem Umstande zuschreibe, dass die imbibirte Haut vermöge ihrer molecularen Structur zahlreiche Unebenheiten bietet, welche die Fläche thatsächlich grösser machen, als die dem Maassstab nach gleiche Fläche eines Wasserspiegels. Auf den Boden eines sehr geräumigen Glascylinders goss ich eine Schicht *c c* Schwefelsäure; auf ein umgekehrtes Becherglas wurden zwei kleine Glasgefässe *A* und *B* gestellt. An den Glasdeckel, welcher den geräumigen Cylinder luftdicht schloss, hängte ich 2 andere Glasgefässe, Flaschen mit weggenommenem Boden, *A' B'*. Von den ersteren wurde *A* mit Wasser, *B* mit einer gesättigten Kochsalzlösung

---

1) Die Blätter wogen frisch 57,6 Grmm.
der Stamm frisch . . 67,6 »
der ganze Zweig . . = 125,2 »
in 110 Stunden betrug das aufgesogene und transpirirte Wasser 480 Gramm, also das 3,8fache des Frischgewichts der ganze Pflanze.

gefüllt; der Spiegel dieser Flüssigkeiten berührte die durch die Schwefelsäure völlig trockene Luft und gab an diese unmittelbar Wasserdampf ab. An den beiden hängenden Gefässen war der Boden durch eine thierische Haut (Amnion) ersetzt, diese wie bei einem Endosmometer übergebunden. Im Inneren der Flasche *A'* ruhte auf dem Amnion eine Wasserschicht, bei *B'* eine Schicht gesättigter Kochsalzlösung. Der Hals dieser Fläschchen war luftdicht verkorkt, die Verdunstung konnte nur durch das Amnion hindurch stattfinden. In 78 Stunden wurden bei 14,5⁰ R. in der durch Schwefelsäure immer trocken erhaltenen Luft folgende Wassermengen auf 10 □ Ctm. berechnet verdunstet:

A freie Wasserfläche . . .	2,38	Gramm
B freie Fläche der Salzlösung	1,37	»
A' Wasser durch Amnion verdunstet	4,55	Gramm
B' aus der Salzlösung durch Amnion	2,23	»

In beiden Fällen, sowohl bei dem Wasser als bei der Salzlösung war also die Verdunstung durch die imbibirte Haut fast doppelt so gross als von einem (scheinbar) gleichgrossen Flüssigkeitsspiegel.

d. Das Zusammenwirken der Wurzelkraft, der Wasserleitung im Holz und der Transpiration.

§ 63. Die drei Organe, welche bei der Wasserströmung betheiligt sind, die Wurzel, das Holz, die Blätter wirken zunächst ein jedes für sich durch seine eigene Kraft: in der Wurzel ist es vorzugsweise die endosmotische Wirkung der Zellinhalte, welche das Wasser hineinschafft und es in die Hohlräume des Holzes presst; im Holzkörper des Stammes wirken Capillarität, Imbibition und die Volumenänderungen der Luft zusammen, um das Wasser theils in den Hohlräumen, theils in der Substanz der Holzzellwände und Gefässe emporzuheben; die Blätter verdunsten das in ihnen enthaltene Wasser nach Maassgabe ihrer inneren Zustände und der äusseren Einflüsse, zunächst ohne Rücksicht auf die Wurzelkraft und Thätigkeit des Holzes. Je nach Umständen kann nun der quantitative Erfolg dieser Wirkungen der einzelnen Organe derart sein, dass der Transpirationsverlust der Blätter durch die Zufuhr von untenher gerade gedeckt wird, oder aber die Wurzeln nehmen mehr auf, als die Blätter transpiriren, oder endlich der Transpirationsverlust ist grösser als durch die endosmotische Wirkung der Wurzeln in die Pflanze hineingelangen kann. Dadurch geräth das Innere der Pflanze in verschiedene Zustände, die sich nach aussen hin durch besondere Merkmale äussern können. Der Holzkörper tritt dabei immer als Vermittler auf und zumal da, wo er ein grosses Volumen besitzt, wird er die oft grossen Unterschiede zwischen der Wassereinnahme der Wurzeln und der Ausgabe der Blätter so zu sagen ausgleichen können, sie für den Gesammthaushalt der Pflanze unschädlich machen; nimmt die Wurzel mehr auf, als die Blätter abgeben können, wie es zumal im Frühjahr geschieht, so sammelt sich der Ueberschuss im Holzkörper an, bis der Gegendruck desselben die weitere Wurzelthätigkeit hemmt; ist im Sommer an heissen Tagen die Transpiration sehr ausgiebig, finden aber die Wurzeln in trockenem Boden nur wenig Wasser vor, so wird das im Holzkörper angesammelte Quantum auf einige Zeit zur Speisung der Blätter genügen. Daher kommt es, dass grössere Bäume, selbst wenn ihre Blätter sehr stark transpiriren, auch bei lang anhaltender Trockenheit der Luft und des Bodens doch so selten welken; der Mangel eines massigen Holzkörpers ist dagegen die Ursache, dass

krautige parenchymreiche Pflanzen, den Wassermangel des Bodens gewöhnlich schon nach kurzer Zeit durch Welkwerden ihrer Blätter anzeigen. Um daher die verschiedenen Zustände, in welche die Pflanze durch Ungleichheit der Wurzelaufsaugung und der Transpiration der Blätter geräth, klar ausgesprochen zu finden, ist es zweckmässiger sich an die holzarmen Pflanzen mit grosser Transpirationsfläche und kräftig wirkender Wurzel zu halten.

§ 64. Wir können es als den normalen Zustand der Pflanze gelten lassen, wenn die Wurzel gerade so viel Wasser aus dem Boden aufnimmt und in den Holzkörper schafft, als derselbe oben an die transpirirenden Blätter abgiebt. Hierbei interessirt uns zunächst die Geschwindigkeit der Fortleitung des Wassers durch den Holzkörper. Sie kann bei derselben Pflanze in kurz aufeinander folgenden Zeiten sehr verschieden sein; bei ausgiebiger Transpiration und entsprechender Wurzelthätigkeit wird das durch den Querschnitt des Holzkörpers beförderte Wasservolumen ein grosses sein, bei Thau und Regen, wo die Blätter fast aufhören Wasser auszugeben, wo also die Strömung im Holze stockt, sobald alle Theile desselben von der Wurzel her gesättigt sind, wird die Geschwindigkeit auf ein Minimum hinabsinken.

Bezeichnen wir als Geschwindigkeit des Wasserstroms im Holzkörper das während der Zeiteinheit durch den leitenden Querschnitt hindurch gegangene (durch diesen dividirte) Wasservolumen, welches letztere unter der gemachten Annahme gleich ist der in der Zeiteinheit transpirirten Wassermenge derjenigen Blätter, die ihr Wasser durch den betreffenden Querschnitt an sich ziehen, so ergiebt sich sofort, dass an verschiedenen Stellen des Holzkörpers derselben Pflanze die Geschwindigkeit gleichzeitig verschieden sein kann. Die ganze Wassermasse, welche aus der Krone eines Baumes verdunstet, geht durch den noch ungetheilten Stamm mit einer gewissen Geschwindigkeit, dann vertheilt sich der Strom in die Aeste[1]), deren Querschnittsumme meist grösser ist als die des Stammes, die Geschwindigkeit nimmt also ab; giebt der Stamm seitlich Aeste ab und wird er oberhalb jedes Astes dünner, so kann möglicherweise das Verhältniss sich so gestalten, das die Geschwindigkeit des Wassers auf weite Strecken hin dieselbe bleibt. Es ist leicht begreiflich, dass hier sehr verschiedene Verhältnisse eintreten können, welche für den Haushalt der ganzen Pflanze von grosser Wichtigkeit sein können, die aber bis jetzt noch gar keine Untersuchung erfahren haben.

Es ist nicht ganz leicht, sich auch nur eine ungefähre Vorstellung von der möglichen Geschwindigkeit des Wassers im leitenden Holze zu bilden, selbst dann wenn man weiss, welches Volumen durch den betreffenden Holzquerschnitt geht. Nach allem Früheren sind die sichtbaren Hohlräume und die unsichtbaren Molecularporen der Holzzellwände des Querschnitts in sehr verschiedener Weise an der Wasserleitung betheiligt, man müsste also unterscheiden zwischen der Geschwindigkeit der Fortleitung in jenen und in diesen, wozu die numerischen Daten bisher fehlen; es wäre gewiss ein sehr verdienstliches Unternehmen auf Grund genauer Messung des Transpirationsvolumens, des Holzquerschnitts, der Hohlräume und soliden Substanz desselben u. s. w. genaue Zahlen für die Geschwindigkeit des Wassers an verschiedenen Stellen des leitenden Holzes zu lie-

1) Beispiele s. bei Du Hamel, Phys. des arbres 1758. I. p. 95.



fern. Um in Ermangelung genauer Angaben wenigstens eine ganz rohe Vorstellung von der Geschwindigkeit, welche das Wasser im Stamm haben kann, zu gewinnen, können wir die erste in dieser Richtung gemachte Berechnung, die von Hales, herbeiziehen[1]). Seine berühmte Sonnenrose verdunstete an einem Tage in 12 Stunden 34 C. Zoll Wasser, welches durch den Stamm aufstieg; derselbe hatte einen Querschnitt von 1 □ Zoll; wäre der Stamm völlig hohl gewesen, so würde demnach in 12 Stunden eine Wassersäule von 34 Zoll Höhe in ihm emporgestiegen sein. Da das Wasser aber nur in den Zwischenräumen der festen Substanz sich bewegen konnte, und da diese nach Hales' Bestimmung $^1/_3$ des ganzen Volums einnahm, so musste die Geschwindigkeit des Wassers um ebenso viel grösser sein, und Hales findet so, dass dieselbe in 12 Stunden $45^1/_3$ Zoll betrug; auf Secunden und Millimeter umgerechnet, erhalten wir nach der Anschauungsweise von Hales das Resultat, dass ein Wassermolecül im Mittel binnen 1 Sec. einen Weg von nicht ganz 0,03 Millim. zurücklegte. Nach Nägeli[2]) bewegt sich die Schwärmspore von Tetraspora lubrica bei 14° binnen 1 Sec. um 0,08 Mill. weiter; demnach wäre die Geschwindigkeit eines in Hales' Sonnenrosenstamm aufsteigenden Wassermolecüls ungefähr $^1/_3$ von der einer solchen Schwärmspore. Aber der von Hales gefundene Werth ist bestimmt viel zu klein; der = 1 □ Zoll angenommene Stammquerschnitt müsste nämlich um die Querschnittsfläche der Rinde und des Markes vermindert werden, da sich das Wasser welches in die transpirirenden Blätter strömt ausschliesslich im Holzkörper bewegt. Von dem Querschnitt des Letzteren sind aber die luftführenden weiten Gefässe und Zellräume abzuziehen, da diese zur Wasserleitung nichts beitragen, sie müssen ebenso, wie der Rauminhalt der festen Trockensubstanz (den Hales übrigens unrichtig bestimmte) in Abzug gebracht werden. Bei diesen Correctionen würde sich der wirklich leitende Querschnitt (d. h. vorzugsweise die unsichtbaren Molecularporen der Zellwandsubstanz des Holzes) vielleicht auf höchstens $^1/_3$ des von Hales gefundenen Werthes reduciren und demnach würde die Geschwindigkeit eines Wassermolecüls im Stamm seiner Sonnenrose ungefähr ebenso gross gewesen sein, wie die der genannten Schwärmspore. Nach H. v. Mohl und Max Schultze[3]) legt der Protoplasmastrom in den Zellen der Filamenthaare von Tradescantia bei mittlerer Temperatur in einer Sec. einen Weg von 0,0045 Millim., bei Urtica 0,003 Mill. zurück; demnach wäre selbst die von Hales gefundene Geschwindigkeit des Wassers im leitenden Stamm 6—10 mal so schnell als die mikroskopisch sichtbare Bewegung eines Protoplasmakörnchens. Bei dem früher erwähnten von mir beobachteten Silberpappelzweig, welcher in 110 Stunden 480 C. C. Wasser verdunstete, betrug der Querschnitt des Holzes am unteren Ende nach Abrechnung von Rinde und Mark nahezu 72 □ Mill. Nimmt man an, dieser ganze Querschnitt sei völlig hohl, so würde in ihm das Wasser in 1 Sec. um 0,016 Mill. emporgestiegen sein, welche Geschwindigkeit das 3—4fache von der der genannten Protoplasmabewegungen beträgt. Allein die Hohlräume der Gefässe und der Holzzellen dieses Astes betrugen minde-

1) Statical essays 1731. I. p. 8—9.
2) Nägeli: Beiträge z. wiss. Bot. Heft II. 102.
3) Max Schultze: Das Protopl. der Rhizopoden 1863. p. 47.

stens[1]) die Hälfte vom Querschnitt des Holzes und somit würde sich, da diese Hohlräume für die Wasserleitung wegfallen, die Geschwindigkeit verdoppeln; dabei würden wir aber annehmen, dass die Substanz der leitenden Zellwände (in denen das Wasser als Imbibitionswasser sich bewegt) gar nicht vorhanden sei, dass der Raum der Zellwand ganz allein von aufsteigendem Wasser erfüllt wäre; aber die Zellwand besteht aus festen Molekeln, zwischen denen unser in Betracht gezogenes Wasser sich als Imbibitionswasser bewegt; nehmen wir als den ungünstigsten Fall an, die Molecularporen eines Zellhautquerschnitts, welche dem Imbibitionswasser den Durchtritt gestatten, nähmen das halbe Volumen der Zellhaut ein, so würde sich die obige bereits verdoppelte Zahl von 0,016 Mill. nochmals verdoppeln und das Wasser würde in den Molecularporen der Zellwände durch die Kraft der Imbibition und durch die beständige Störung des Gleichgewichts in den Molecularporen mit einer Geschwindigkeit von 4.0,016 Mill. = 0,064 Mill. also 12—20 mal so schnell als die Protoplasmakörnchen jener Haare bewegen. Wären demnach die imbibirten Wassermolecüle der Holzzellhaut sichtbar, so würden sie nun unter starker Vergrösserung mit einer rapiden Bewegung begabt erscheinen, sie würden innerhalb der Molecularräume der Zellhaut wie ein Schwarm Schwärmsporen sich bewegen. Könnte man aber die sich bewegenden Wassermolecüle innerhalb der Holzzellhaut mit blossem Auge sehen, so wäre ihre Bewegung kaum bemerkbar, sie wäre nämlich kaum doppelt so schnell, als die Bewegung der Spitze des 20 Mill. langen Minutenzeigers einer Taschenuhr.

§ 65. Der zweite mögliche Fall, dass die Wurzel mehr Wasser aufnimmt, als durch die Transpirationsfläche entweicht, kann bei jeder Pflanze eintreten, wenn durch äussere Umstände die Transpiration gehemmt oder gar auf Null reducirt wird, während die Wurzeln fortfahren, in gewohnter Weise thätig zu sein; er tritt ferner ein bei Holzpflanzen im Frühjahre, wenn die Belaubung noch nicht entwickelt ist, und endlich giebt es eine Reihe von Pflanzen, bei denen durch die Eigenthümlichkeit der Organisation und ihres Wohnorts die Wurzelkraft häufig mehr Wasser in die leitenden Organe hineinpresst, als die Blattfläche ausdunsten kann, so dass der Ueberschuss als flüssiges Wasser an bestimmt organisirten Stellen ausgeschieden wird. — Die der Transpiration überlegene Thätigkeit der Wurzel kann verschiedene innere Zustände hervorrufen; zunächst wird das Gewebe der Pflanze sich strotzend mit Wasser füllen, so lange, bis durch den hinreichend gesteigerten Gegendruck die weitere Thätigkeit der Wurzel sistirt wird; sind aber an den Blättern oder am Stamm Stellen vorhanden, welche der Saftspannung von innen her keinen grossen Widerstand entgegensetzen, so wird hier ein Theil des gepressten Wassers hinausgedrückt und die Wurzel kann ebenso viel Neues aus dem Boden aufnehmen; es tritt also annähernd ein Zustand ein, wie wenn man den Stamm über dem Wurzelhalse abgeschnitten hätte. Ist das Volumen des Holzkörpers im Verhältniss zur Thätigkeit der Wurzel gering, so wird die Ueberfüllung in kurzer Zeit eintreten und wenn eine Tropfenausscheidung überhaupt möglich ist, so wird diese binnen Kurzem merkbar werden; so ist es bei vielen unserer Kräuter und einjährigen Stauden:

1) Ich urtheile gegenwärtig nur nach dem Anblick eines Querschnitts durch das Holz eines gleichdicken Zweiges.



sie beginnen an den Spitzen und Rändern ihrer Blätter Wassertropfen auszuscheiden, wenn nach Untergang der Sonne die Luft sich abkühlt und sich dem jeweiligen Thaupunct annähert; die am Tage lebhafte Transpiration wird dabei auf ein Minimum herabgedrückt, während die Wurzeln begünstigt durch die Wärme des Bodens, fortfahren Wasser aufzunehmen und hinaufzupressen; am nächsten Morgen verdunstet dann mit dem von aussen her abgesetzten Thau auch dies von innen her ausgeschiedene Wasser, die Transpiration erreicht am Tage ihr Maximum und kann selbst weit mehr Wasser ausdunsten als die Wurzeln gleichzeitig aufzunehmen vermögen; der Holzkörper wird erschöpft und diese Erschöpfung kann endlich dahin führen, dass das transpirirende Parenchym selbst seinen Verlust an Wasser nicht mehr zu decken vermag, seine Zellen werden schlaff, die Blätter welken. Bei einer Pflanze mit sehr geräumigem Holzkörper wird ein so rascher Wechsel der inneren Zustände nicht eintreten können; ist der Holzkörper eines Baumes am Tage durch Transpiration sehr wasserarm geworden, und hört er in der Nacht auf zu transpiriren, so braucht es, wenn auch die Wurzeln noch so thätig sind, noch zu keiner Tropfenausscheidung aus den Blättern zu kommen; die Wurzelthätigkeit in der Nacht wird zunächst den erschöpften Holzkörper mit Wasser wieder füllen und ist derselbe sehr geräumig, so werden selbst 50—100 Pfund Wasser noch nicht genügen, ihn zu sättigen; eine Spannung, welche Wassertropfen an den Blättern in der Nacht hinauspressen könnte, kommt dann nicht zu stande; in der That zeigt sich dieses bei Kräutern so gewöhnliche Phänomen nicht an grösseren Holzpflanzen im Sommer; im Frühjahre dagegen soll es zuweilen eintreten, und zwar aus leicht erklärlichen Ursachen; da während des Winters keine Transpiration stattfand, oder doch sehr gering war, so hat sich das Holz mit Wasser gesättigt[1]); beginnt im Frühjahre die Wurzelthätigkeit zu steigen, erwärmt sich ferner das wasserreiche Holz, so entsteht im Inneren eine heftige Spannung des Wassers, es tritt aus, wo es den geringsten Widerstand findet, an verletzten Stellen des Stammes oder an dem jungen Gewebe aufbrechender Knospen (Hartig, Bot. Zeitg. 1853. p. 478). Den Gegensatz zu den Pflanzen mit geräumigem Holzkörper bilden manche parenchymreiche Pflanzen, wie manche Aroideen, die Nepenthes, Cephalotus, bei denen, so lange die Transpiration nicht allzustark ist, beständig Wasser in flüssiger Form an besonderen Organen ausgeschieden wird; die oft sehr reichliche Wasserausscheidung dieser Pflanzen, die zuweilen in eigens dazu vorhandenen Reservoiren sich sammelt, ist wesentlich dasselbe Phänomen wie die fast allnächtliche Tropfenbildung auf den Blatträndern junger Gräser, nur tritt es bei jenen in vervollkommneter Form auf.

Auf einer ganz anderen Ursache muss aber die Abscheidung der oft grossen Nectartropfen in den Blüthen (z. B. bei Fritillaria) beruhen; sie ist von der Wurzelkraft unabhängig, denn die Nectartropfen bilden sich auch dann, wenn der abgeschnittene Stengel in Wasser taucht, wenn also eine das Wasser von unten hinaufpressende Kraft nicht vorhanden ist; das durch Imbibition der leitenden Gewebe aufsteigende Wasser kann jene Tropfenausscheidung unmöglich bewir-

---

1) Ich brauche das Wort »gesättigt« hier nur der Kürze wegen; dieser Zustand ist keineswegs identisch mit dem eines Holzstückes, welches durch jahrelanges Liegen in Wasser sich gesättigt hat.



ken. Wahrscheinlich aber findet in den Geweben der Blüthe etwas Aehnliches statt, wie in der Wurzel, wenn sie Wasser in den durchschnittenen Stamm emportreibt. Man kann sich denken, dass diejenigen Zellen des Nectariums, welche den Saft nach aussen hin abscheiden, in hohem Grade endosmotisch wirksam sind und den tieferliegenden Geweben, vielleicht den Gefässbündeln, Wasser mit grosser Kraft entziehen; diese endosmotisch wirksamen Zellen füllen sich prall an, zwischen ihrem Saft und ihrer Haut entsteht eine heftige Spannung, die endlich hinreicht, den Saft durch die äussere Wand hinauszupressen; dieser Vorgang unterscheidet sich von dem Zustandekommen der Wurzelkraft in zwei Puncten: 1) nehmen hier die endosmotisch wirksamen Zellen das Wasser nicht von aussen her auf, sondern von innen her, sie pressen es nicht nach innen in die Gefässe, sondern nach aussen; was sich leicht durch die Annahme erklären lässt, dass diese für einen bestimmten Zweck organisirten Zellen an ihrer äusseren Wand einen geringeren Filtrationswiderstand bieten als an der inneren Wand; 2) ist der ausgeschiedene Saft eine oft sehr concentrirte Zuckerlösung[1]), während der von den endosmotisch wirkenden Wurzelzellen in die Gefässe hineinausgeschiedene Saft eine äusserst geringe Concentration besitzt. Diese Thatsache erklärt sich durch dieselbe Annahme, die ich für den 1. Punct gelten liess, wenn wir bedenken, dass, je geringer der Filtrationswiderstand der äusseren Häute des Nectariums ist, auch desto grösser die Concentration des Filtrates sein kann.

In ihrer einfachsten Form tritt, wie schon erwähnt, die Tropfenausscheidung bei wenig zelligen Pilzen wie Pilobolus crystallinus (Cohn), Mucor mucedo (Fresenius) Merulius lacrymans und den Polstern von Penicillium glaucum auf.

Dass die oben gegebene Darstellung des Vorgangs bei der Tropfenausscheidung aus Blättern holzarmer kleinerer Pflanzen die richtige sei, kann leicht experimentell constatirt werden[2]); setzt man jüngere Pflanzen von Zea Mais (die aber schon 6—8 grosse Blätter haben können) oder von Triticum vulgare, Brassica Napus in den Fig. 7 (zweite Abhandlung) abgebildeten Apparat, wird durch Erwärmung der Erde die Wurzelthätigkeit gesteigert, durch Ueberdecken der Glasglocke die Transpiration vermindert, so erfolgt in kurzer Zeit die Ausscheidung von klaren Wassertropfen aus verschiedenen Stellen der Blattränder. Dass diese Tropfen aus dem Blattgewebe hervorquellen, ist bei rascher Ausscheidung leicht wahrzunehmen; bei Salanum tuberosum gelang es mir selbst im Freien nach Sonnenuntergang das Wasser aus den Blattspitzen hervorquellen zu sehen, nach dem Abwischen erneuerte sich der Ausfluss. Vielfach werden die ausquellenden Safttropfen mit dem Thau verwechselt, mit dem sie in den Nächten oft gleichzeitig erscheinen; meist sind erstere aber durch eine ganz bestimmte Stellung und durch ihre namhafte Grösse von den letzteren leicht zu unterscheiden; sie treten aber auch in thaufreien Nächten auf. Uebrigens ist die Erscheinung den Physiologen längst bekannt und die Literatur darüber bei Unger (Sitzungsber. der kais. Akad. d. Wiss. Wien 1858. Bd. XXVIII. 111 ff.) zusammengestellt. Die Tropfenausscheidung an Blättern wird ausser bei den Gramineen angegeben bei: Musa, Arum, Caesalpinia pluviosa (Knospen), Tropaeolum, Brassica, Papaver; Ammomum Cerumbet (Blüthenähren), Marantha gibba, Ludolfia glaucescens. Williamson[3]) sah aus der Spitze eines erwachsenen Blattes von Ammomum Cerumbet in einer Nacht $1/2$ Pinte Wasser ausfliessen. In den Blattschläu-

1) Einige Angaben über die Bestandtheile des Nectars hat Caspary in: »De Nectariis« Bonn 1848. p. 32. gesammelt.

2) Meyen (Physiol. II. 509) hat diese Erklärung schon vollständig gegeben.

3) Ann. and Mag. of nat. hist. 1848.



chen von Nepenthes, Sarracenia, Cephalotus sammelt sich das Wasser schon, bevor der Deckel derselben sich öffnet[1]), bei den ersteren sollen besondere Drüsen auf der Innenseite des Schlauchs an der Abscheidung betheiligt sein; das bei Meyen darüber gesammelte Beobachtungsmaterial ist unzureichend, und ich hatte keine Gelegenheit, derartige Objecte genauer zu untersuchen. Eine tiefergehende Erkenntniss derartiger Wasserabscheidungen verdankt man ausser einer älteren Abhandlung von Schmidt (Linnaea 1831. VI. 65) zwei neueren Arbeiten von Unger und Duchartre über die Tropfenbildung an den Blattspitzen einiger Aroideen. Nach Unger[2]) kann man durch Bedeckung mit einer Glasglocke bei wachsenden Exemplaren von Richardia aethiopica jederzeit die Tropfenbildung bewirken; das Wasser kommt aus einer mittlern Querzone der cylindrisch vorspringenden Blattspitze, in welcher die zahlreichen Gefässbündel des Blattes zusammenlaufen; bei Brassica cretica, wo das Ueberdecken einer Glocke genügt, um Wassertropfen an allen Kerbzähnen auftreten zu lassen, vereinigen sich ebenfalls die randlichen Gefässbündel jedes Zahnes zu einem Knoten; auch bei den Gräsern trete das Wasser an Vereinigungsstellen von Gefässbündeln aus. Nach Unger sind es die langgestreckten dünnwandigen Zellen der Gefässbündel, welche das betreffende Wasser fortleiten, während die sehr weiten Spiralgefässe der Aroideen (welche im unteren Verlauf in der Blattfläche der Spirale entbehren) an der Wasserleitung unbetheiligt seien, diese weiten Gefässe lassen sich unter der Luftpumpe mit gefärbtem Leim injiciren und müssen deshalb nach Unger im frischen Zustande mit Luft erfüllt sein (p. 120. a. a. O.). Duchartre[3]) beschreibt die Einrichtung bei Colocasia antiquorum wesentlich anders: nach ihm sind die, in den längs dem Blattrande hinlaufenden Gefässbündeln vorhandenen weiten Canäle nicht eigenwandige Gefässe, sondern Lakunen, welche durch Auflösung eines Zellenstranges im Gefässbündel entstanden sind. Diese Canäle führen das Wasser[4]) an die Spitze des Blattes, wo es, übereinstimmend mit den älteren Angaben Schmidt's durch zwei mit blossem Auge sichtbare Oeffnungen austritt, welche nach Duchartre nichts anderes sind, als sehr grosse Spaltöffnungen; aus ihnen tritt das Wasser in Tropfen hervor. Durchschnitt er die randläufigen Gefässstränge beiderseits, so hörte der Ausfluss an jenen Oeffnungen auf, dafür tritt aber das Wasser aus den durchschnittenen Canälen selbst hervor. Die Durchschneidung mittlerer Blattnerven lässt Wassertropfen an ihnen austreten, die Verwundung der Randbündel am unteren Blatttheil sistirt nach Duchartre den Ausfluss an der Spitze nicht ganz; dies rechtfertigt aber noch nicht seine Annahme, dass die feineren Nerven der Blattfläche das Wasser aus dem Mesophyll sammeln und es in die Canäle führen; vielmehr darf man nach seiner Beschreibung es als einfachere Annahme festhalten, dass die Canäle das Wasser durch den Blattstiel zugeführt erhalten und dass es sich von hier aus auch in die dünneren Nerven verbreitet. Duchartre's Ansicht würde, weiter verfolgt, zu äusserst complicirten Consequenzen über die Wasserbewegung im Blatt führen.

Die Quantität des ausgeschiedenen Wassers ist selbstredend in der Zeiteinheit um so grösser, je thätiger einerseits die aufnehmenden Wurzeln sind und je schwächer die Transpiration; könnte man die Transpiration ganz beseitigen, so würde die Ausscheidung wahrscheinlich einen ähnlichen periodischen Gang zeigen, wie ihn Hofmeister für die Ausflussmenge decapitirter Wurzelstöcke nachgewiesen hat; aber selbst unter einer Glasglocke wird die Verdunstung nicht vollständig beseitigt, sie bleibt am Tage grösser als bei Nacht, und dem entspricht es, dass nach Unger's Tabelle während einer Nachtstunde oft mehr Wasser austrat als während einer Tagesstunde, doch zeigt die Berechnung seiner Tabelle auch das umgekehrte Verhalten. Dem Obigen entspricht es ebenso, dass Duchartre's Colocasia antiquorum im freien Lande nur Nachts Wassertropfen ausschied, morgens 7—8 Uhr hörte sie bei gesteigerter Verdunstung aus der Blattfläche auf, dies zu thun, nur an Regentagen und

1) Meyen, Physiol. II. 513—515.
2) Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wiss. Wien 1858. Bd. XXVIII. p. 114 ff.
3) Duchartre, Ann. des sc. nat. 1859. T. XI. p. 232.
4) Duchartre glaubt, sie sammeln das Wasser aus dem Mesophyll auf.

bei Nebel, wo die Transpiration also fast auf Null sank, ging die Tropfenausscheidung auch am Tage weiter. — Die in gegebener Zeit ausfliessende absolute Wassermenge ist bei verschiedenen Pflanzen und Blättern sehr verschieden: Unger erhielt von 6 Blättern von Richardia aethiopica in 11 Tagen 26,5 Gramm Wasser; bei einer anderen Pflanze gaben 4 Blätter in 10 Tagen 36 Gramm. — Duchartre erhielt von einem Blatte der Colocasia antiquorum var. Fontanesii in einer Augustnacht 12 Gramm Wasser, in der nächsten Nacht 13,1 Gramm; in einer Nacht Anfangs September gab dasselbe Blatt 14,35 Gramm Wasser. — Ein Blatt der typischen Col. antiq. gab in einer Julinacht 9,9 Gramm, als es sich zu entfalten begann; ein anderes weiter entfaltetes Blatt derselben Pflanze gab in einer Nacht 16,2 Gramm, in der folgenden 13,2 Gramm. Ein drittes Blatt gab in einer Augustnacht 22,6 Gramm Wasser, während ein viertes Blatt in derselben Nacht 20,6 lieferte. Dieses Wasser tritt in Gestalt von Tropfen stossweise (sortent brusquement) und als ob es von einem Druck herausgetrieben würde, aus den Oeffnungen an der Spitze hervor, wo es sich zusammenrinnend zu grösseren sich abtrennenden Tropfen sammelt. Ein Blatt lieferte so während einer Minute 120 kleine austretende Tröpfchen. Unter gleichen äusseren Umständen liefert ein Blatt um so mehr Wasser, je grösser es ist, ohne dass dabei eine strenge numerische Beziehung stattfände. Die Ausscheidung beginnt, sobald die Spitze eines jungen Blattes über der Scheide sichtbar wird, bis zur völligen Entfaltung steigert sich die Ausscheidung, und beginnt dann abzunehmen, mit dem Vergilben der Blätter hört die Ausscheidung langsam auf. Der steigende Wassergehalt des Bodens steigerte die Ausscheidung; Trockenheit kann sie ganz verhindern.

So wie das aus thränenden Wurzelstöcken fliessende Wasser nur höchst geringe Mengen fester Substanz enthält, so ist es auch bei dem durch Tropfenausscheidung aus Blättern gesammelten; Unger und Redtenbacher fanden in dem von Maisblättern ausgeschiedenen in 19,975 Gramm nur 0,01 Gramm feste Substanz; in 52,64 Gramm von Richardia ausgeschiedenen Wassers nur 0,0036 Gramm; in 7,122 Gramm Flüssigkeit von Colocasia antiquorum 0,004 Gramm Substanz, in 11,856 Gramm aus Brassica cretica 0,0121 Gramm Substanz[1]. Der Rückstand enthält neben organischen Bestandtheilen Spuren der allgemeinen Säuren und Basen der Pflanzenasche.

Nach Völker (Ann. and Magaz. of nat. hist. 1848) ist die Flüssigkeit der noch ungeöffneten Schläuche von Nepenthes destillatoria sauer von einer nicht flüchtigen Säure, und enthielt 0,92 p. Ct. feste Substanz, also viel mehr als in jenen Fällen; diese Concentration ist bedeutend höher als die einer Nährstofflösung für Landpflanzen; die feste Substanz enthielt Chlor, Kali, Magnesia, Kalk, Natron. Die Flüssigkeit eines anderen Schlauchs gab 0,91 p. Ct. Rückstand, der = 100 gesetzt, 25,86 Theile Organisches enthielt. Ein anderer noch geschlossener Schlauch gab 0,27 p. Ct. Rückstand in seiner Flüssigkeit; die bereits offenen Schläuche lieferten 0,87 p. Ct.; 0,58 p. Ct.; 0,62 p. Ct.; nur einmal wurde eine Spur Schwefelsäure in der Flüssigkeit entdeckt, dagegen wurde Citronensäure und Apfelsäure daraus dargestellt.

§ 66. Wenn der Transpirationsverlust der Blätter grösser ist als die durch die Wurzeln geleistete Zufuhr von Wasser, so wird zunächst das leitende Holz wasserärmer und endlich wenn die Ausdunstung der Parenchymzellen von dorther nicht mehr gedeckt wird, verlieren dieselben ihren Turgor, das Gewebe wird schlaff, die Blätter und zarteren Internodien welken, d. h. sie verlieren ihre Steifheit und hängen unter ihrem eigenen Gewicht herab. Wie schon erwähnt, kann es bei holzreichen Pflanzen, wo der Holzkörper ein grosses Wasserreservoir darstellt, nur in extremen Fällen zu einer solchen Katastrophe kommen; desto leichter geschieht es bei parenchymreichen, holzarmen Pflanzen mit zarten, viel-

1) Der Substanzgehalt variirt also ungefähr zwischen 0,5 und 1,0 pro Mille.



verdunstenden Blättern. Auf den Zustand, in welchem sich das welke Gewebe thatsächlich befindet, werde ich anderswo zurückkommen. Das Welken kann nach Obigem auf zwei Ursachen beruhen, entweder 1) die Wurzeln sind in gewohnter Weise, selbst im Maximum thätig und schaffen beständig Wasser in die Pflanze, aber die Transpiration ist so gross, dass die grösste Leistung der Wurzeln und die rascheste Fortleitung im Holz nicht genügt, den Wasserverlust des Parenchyms augenblicklich zu decken; oder 2) die Transpiration behält ihren mittleren Werth oder ist selbst unbedeutend, aber die Wurzeln finden in trockenem Boden nicht hinreichend Wasser, um den Transpirationsverlust zu ersetzen. So lange das Welken eine gewisse Grenze noch nicht überschritten hat, kann das Gewebe durch Wasserzufuhr wieder straff werden; im ersten Fall genügt dazu eine Verminderung der Transpirationsgeschwindigkeit z. B. durch feuchte Luft, Regen, Thau u. s. w.; im zweiten Fall genügt entweder eine noch stärkere Herabminderung der Transpiration oder aber eine Steigerung der Wasseraufnahme der Wurzeln, durch Befeuchtung des Bodens. Indessen kann die Ursache der zu schwachen Wurzelthätigkeit auch in anderen Umständen als im Wassermangel liegen; bei sehr feuchtem Boden kann, wenn er kalt ist, die Wurzel ihre Thätigkeit so verlangsamen, dass sie den Transpirationsverlust nicht mehr zu decken im Stande ist (Tabak, Kürbis), in diesem Falle wird das Welken durch Erwärmung der Wurzeln zu heben sein.

Man vergleiche mit dem Gesagten unseren § 49 sowie folgende Abhandlungen: Sachs: »Das Erfrieren bei Temperaturen über 0°« in Bot. Zeitg. 1860. p. 124; Duchartre: Journal de la societé impériale et centrale d'horticulture 1857. p. 77—87; ferner Duchartre: Bulletin de la societé Botanique de France 1857. p. 940 ff., 1858. V. p. 105 ff. und 1860. 24 Febr., endlich Duchartre in Ann. des sc. nat. T. XV. Heft 2, und Unger in Sitzungsberichte der kais. Akad. d. Wiss. Wien 1852. Bd. IX. p. 885. In den genannten Arbeiten wird gezeigt, dass die Blätter vegetirender Pflanzen keinen Wasserdunst condensiren (Unger), dass die Pflanzen selbst bei Regen, Thau und Nebel, während kürzerer Beobachtungszeiten, kein Wasser durch die Blätter einsaugen und dass die Erfrischung welker Pflanzen durch feuchte Luft, und Niederschläge nicht der Einsaugung, sondern blos der Verhinderung der Transpiration zuzuschreiben sei (Duchartre). Ich kann hier auf eine weitläufige Darstellung der Beobachtungen nicht eingehen, muss aber bemerken, dass unbeschadet der Richtigkeit der Duchartre'schen Beobachtungen, doch die Möglichkeit der Wasseraufnahme durch Blattflächen von Landpflanzen wenigstens in dem Falle vorliegt, wo die Cuticula derselben wenigstens stellenweise wirklich benetzt wird; da die Aufnahme in diesem Falle nur sehr gering zu sein braucht, so ist die Entscheidung auf experimentellem Wege überaus schwierig. Da man nach Saussure durch Eintauchen von lebenden Blättern Alkalien aus diesen heraus waschen kann (Rech. chim. Chap. IX. § 4), so wird auch umgekehrt Wasser von aussen hin diffundiren können. Dass dies von sehr geringer Ausgiebigkeit sein kann und für das Leben der Pflanze vielleicht von ganz untergeordneter Bedeutung bleibt, bestreite ich nicht, allein für die Physiologie ist zunächst nur die Entscheidung der Frage mit ja oder nein zu fordern.

§ 67. Unabhängig von den früher genannten Umständen, welche die Transpirationsgrösse beeinflussen, kann dieselbe gesteigert oder vermindert werden durch Ursachen, die sich zunächst nur an der Wurzel oder am aufsaugenden Holzquerschnitt geltend machen. Die Beobachtungen in dieser Richtung sind aber noch nicht weit genug verfolgt, um eine klare Vorstellung von dem wahren Zusammenhang zu gewähren. Vielleicht wird durch die vermehrte oder verminderte Aufnahme der Wurzel das Gewebe des Holzes und dann der Blätter in

einen jener entsprechenden Spannungszustand versetzt, der die Transpiration begünstigt oder hindert trotz der Temperatur und Feuchtigkeit der Luft und trotz der Beleuchtung. Ich habe gezeigt[1]), dass durch blosse Erwärmung der Wurzeln im Boden, während die Blätter den gleichen Bedingungen ausgesetzt bleiben, die Transpiration gesteigert wird; Senebier[2]) fand, dass der Zusatz von Salzen und Säuren zu dem Wasser, welches abgeschnittene Zweige aufsaugen, die Transpirationsgrösse ändert, und ich[3]), dass diese Aenderung auch dann eintritt, wenn die Wurzeln gewisse gelöste Stoffe im aufzunehmenden Wasser vorfinden. Es ist wenigstens im Allgemeinen verständlich, dass Wärme und gelöste Stoffe die Einsaugung der Wurzel ändern, da die Diffusionskräfte davon abhängig sind, aber es ist bis jetzt unverständlich, warum bei der veränderten Wurzelthätigkeit die Transpiration der Blätter sich ändert, auch dann, wenn die sonst bekannten Bedingungen der Verdunstung dieselben bleiben; es kann die Erklärung wohl nur darin gesucht werden, dass der innere Zustand der verdunstenden Gewebe selbst geändert wird.

§ 68. Das jeweilige Verhältniss der Wurzelthätigkeit und der Transpiration giebt, wie mehrfach erwähnt wurde, zu verschiedenen Spannungszuständen im Holzkörper und schliesslich auch im Parenchym Anlass. Es scheint, dass diese Spannungszustände nicht ohne Einfluss bleiben bei der Entfaltung der Knospentheile und dass vielleicht die endosmotische Bewegung des Wassers in den Geweben nicht genügt dasselbe in hinreichender Menge den sich entfaltenden Knospen zuzuführen. Diese Vermuthung drängt sich auf, wenn man beobachtet, dass Landpflanzen, welche beständig in einem sehr wasserarmen Boden stehen, in einen Zustand eintreten können, wo sie zwar ihre Blätter nicht welken lassen, wo sie noch frisch und turgescent bleiben, wo aber die Entfaltung neuer Knospen unterbleibt. Es ist leicht, sich von dieser Thatsache an sehr trocken gehaltenen Topfpflanzen zu überzeugen; in solchen Fällen wird offenbar der Transpirationsverlust der Blätter durch den Holzkörper noch gedeckt, aber dieser bleibt beständig wasserarm, da Alles, was er von der Wurzel erhält, sogleich den Blättern zufliesst; eine Ueberfüllung des Holzes mit Wasser kann nicht eintreten. Etwas Aehnliches macht sich auch bei der Keimung der Knollen und Rüben (Kartoffeln und Runkelrüben) geltend; sind dieselben stark abgewelkt, so treiben sie nicht oder nur höchst langsam, sie beginnen aber rasch zu wachsen, sobald ihr Gewebe durch Wasserzufuhr von aussen her turgescent, gespannt wird. Das Gewebe enthält aber auch im schlaffen, welken Zustande noch so viel Wasser, dass die Knospen, wenn es allein auf die endosmotische Anziehung derselben ankäme, mehr als genug in den benachbarten Geweben vorfinden würden. Aber die endosmotische Anziehung des Knospengewebes, obwohl mitthätig, reicht wahrscheinlich nicht hin, die Zellen so zu füllen, dass sie eines raschen Wachsthums fähig werden, es scheint, dass ein Theil des Wassers, welches sie zur Vergrösserung der Zellen brauchen, durch Druck der umliegenden Gewebe in die Knospe hineingepresst werden muss. Eine zuerst von Böhm[4]) gemachte, von

---

1) Sachs: Landwirthsch. Versuchsstat. 1859. I. p. 238.
2) Senebier, Phys. végét. IV. p. 77.
3) Sachs: Landwirthsch. Vers. 1858. I. p. 203 ff. und Bot. Zeitg. 1860. Nr. 14.
4) Böhm: Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wiss. 1863. Bd. 48.

ihm aber in dieser Richtung nicht interpretirte Beobachtung dürfte diese Anschauungsweise rechtfertigen. Er brachte Zweige aus Knospen mit der Schnittfläche derart in ein Wassergefäss, dass das Wasser von jener nicht nur aufgesogen, sondern durch Quecksilberdruck von 6—40 Zoll in sie hineingepresst wurde; die Knospen entfalteten sich unter diesen Umständen früher als da, wo die Schnittfläche des Holzes einfach in Wasser stand. — Ich wende die Zusammenstellung Fig. 27 an. Der Zweig wird in den Kork *K* sehr genau eingedichtet, und dieser luftdicht auf das Glasrohr *B* gesetzt; letzteres mit Wasser *W* gefüllt und der das Manometerrohr *r* enthaltende Kork *K'* luftdicht aufgesetzt, sodann Quecksilber eingegossen, bis es im offenen Schenkel eine Druckhöhe *n* von 15—20 Ctm. erreicht; da der Zweig einen Theil des Wassers aufnimmt, so steigt das Quecksilber nach z. B. bis zum Niveau *N*, um den Druck zu erhalten, ist es daher nöthig Quecksilber öfters nachzufüllen. Die 1864 und 1865 mit Weinreben und Rosskastanienzweigen im Februar und März angefangenen Versuche zeigten, dass so behandelte Zweige nach 4—6 Wochen ihre Knospen kräftig und wie an der Mutterpflanze öffneten, während die daneben einfach in Wasser gestellten sich um 4—8 Tage später und schwächlicher entfalteten. Die Einpressung des Wassers in das Gewebe hatte also die Entfaltung der Knospen begünstigt. Aehnlich müssen sich aber auch im Frühjahre die Verhältnisse in den Zweigen des Baums gestalten; das wasserreiche Holz erwärmt sich zur Zeit der Knospenentfaltung, die Holzluft dehnt sich aus und setzt das Wasser im Holz und schliesslich auch in den übrigen Geweben unter einen der Temperaturerhöhung entsprechenden Druck, der es in die Knospen hineinpresst. Bei kleineren und holzärmeren Pflanzen, zumal unterirdischen Rhizomen u. dgl. kommt noch die Thätigkeit der Wurzel hinzu; die Wurzeln beginnen zuerst zu wachsen, sie nehmen Wasser auf und pressen es in die Knospen, die sich nun desto rascher entfalten. Vielleicht ist es durch ähnliche Verhältnisse bedingt, dass manche Bäume den sogenannten Augusttrieb bilden, dass viele Pflanzen, nachdem ihre weitere Entfaltung im Spätsommer oder Herbst bei hoher Temperatur sistirt wurde, im Frühjahre bei viel geringerer Wärme zu treiben anfangen.

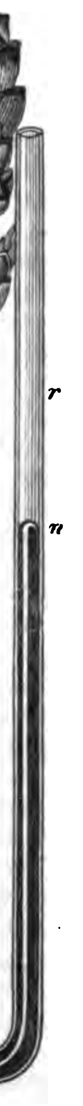


Fig. 27.

VIII.

Durchlüftung.

Achte Abhandlung.

Ueber die Bewegung der Gase in den Pflanzen.

§ 69. Jede Pflanzenzelle bedarf zur Erhaltung ihres Lebens der atmosphärischen Gase. Sie nimmt Sauerstoff in sich auf und bildet auf Kosten ihrer eigenen Substanz Kohlensäure, die sie zum Theil nach aussen entlässt; bei den chlorophyllhaltigen Zellen tritt unter dem Einfluss des Lichts auch der entgegengesetzte, weit ausgiebigere Vorgang ein, sie sammelt die Kohlensäure der umgebenden Luft in sich und zersetzt sie unter Ausscheidung von Sauerstoff; das austretende Sauerstoffgas ist aber jederzeit mit Stickstoff gemengt, der vorher von aussen in das Gewebe eingedrungen war[1]. Es besteht also zwischen dem Inneren der Pflanze und ihrer Umgebung (Luft, oder lufthaltigem Wasser) ein Gasaustausch, eine Bewegung der Gasmolekeln von aussen nach innen und umgekehrt, um den Athmungs- und Ernährungsprocess zu unterhalten. Wir sehen aber hier von den eben genannten Zwecken vorerst ab und beschäftigen uns nur mit den Einrichtungen, welche die Pflanze für die Bewegung der Gase in ihr besitzt. Die in dieser Richtung vorliegenden Beobachtungen sind aber bis jetzt nur Bruchstücke und das Thema wurde bisher noch niemals zusammenhängend behandelt; es ist daher nicht möglich, eine irgendwie abgeschlossene Theorie dieser Verhältnisse zu geben.

§ 70. Die einzelne geschlossene, safterfüllte Zelle kann einen Gasaustausch mit ihrer Umgebung nur nach den Gesetzen der Gasdiffusion unterhalten[2]; hier wie bei der Diffusion der Lösungen hindert der chemische Process in der Zelle selbst die Herstellung eines definitiven Gleichgewichts zwischen den umgebenden und den eingetretenen Gasen; selbst die einzelne Zelle bietet in dieser Hinsicht

---

1) Unger: Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wiss. 1853. Bd. X. p. 414 ff.

2) Eine vortreffliche Darstellung der Gasdiffusion s. bei C. Ludwig, Lehrbuch der Physiologie des Menschen. 1858. I. p. 60. und A. Fick, Medicinische Physik. 1858.

schon zu complicirte Bedingungen dar, als dass es möglich wäre, die Geschwindigkeit und Quantität der verschiedenen ein- und austretenden Luftbestandtheile zu beurtheilen, oder auf die einfachsten Diffusionsgesetze zurückzuführen; die Verwickelung des Vorgangs steigert sich aber, wenn zahlreiche, ungleichartige Zellen zu grösseren Gewebemassen sich vereinigen, wo die Gase theils von Zelle zu Zelle, theils aus den Zellen in deren Zwischenräume diffundiren, wobei die letzteren selbst wieder sehr verschiedene Bedingungen darbieten. Vorläufig würde man ungefähr folgende Fälle zu unterscheiden haben:

1) Jede einzelne Zelle steht in unmittelbarer Berührung mit der umgebenden Atmosphäre oder dem lufthaltigen Wasser, und das ausserhalb der Zellen befindliche Gasvolumen ist im Verhältniss zum Volum der Pflanze als unendlich gross zu betrachten, so dass die durch den Gasaustausch bewirkte Alteration der chemischen Zusammensetzung und des Druckes der umgebenden Gase als verschwindend klein betrachtet werden kann. In diesem Falle befinden sich die vereinzelt im Wasser schwimmenden Zellen der Algen und mancher Pilze, ebenso die an der Luft vegetirenden einzelligen Schläuche der Vaucherien, die Flechtengonidien. Es gehören hierher aber auch diejenigen Pflanzen, welche aus fadenartig zusammengereihten, oder flächenförmig in einfacher Schicht nebeneinander gelegten Zellen bestehen; Fadenalgen, Moosvorkeime, Hyphomyceten, Nitellen, Blätter der meisten Moose u. s. w.

2) Wenn dagegen eine grosse Zahl von Zellen nach allen Dimensionen des Raumes (körperlich) zusammengelagert sind, so würden, wenn sie dabei dicht aneinander schlössen, nur die äussersten Zellenlagen ihren Gasbedarf unmittelbar aus dem umgebenden Wasser oder der umgebenden Luft decken können, die inneren Zellen des Complexes würden nur solche Gase durch Diffusion zugeführt erhalten, welche die günstiger situirten Nachbarn schon durchdrungen haben; der Luftwechsel würde für jene nicht nur sehr verlangsamt, sondern es würden auch chemisch verschiedene Gasarten zu den inneren Zellen gelangen, es würde z. B. ein Theil des von aussen eindringenden Sauerstoffs in den äusseren Schichten erst Kohlensäure bilden, die dann sammt dem Ueberrest an Sauerstoff in die tiefer nach innen liegenden Zellen diffundiren müsste oder könnte; schon aus diesem Grunde müsste der chemische Process und mit ihm der ganze Lebensgang der verschiedenen Zellenschichten ein verschiedener werden. Die Gallertalgen und Gallertflechten sind nur bedingungsweise hierher zu rechnen; denn im Grunde sind auch hier die einzelnen in der Gelinmasse liegenden Zellen unabhängig von einander; die Gase müssen die gemeinsame Gallerthülle durchdringen, können dann aber in die eine Zelle so unmittelbar wie in die andere übergehen. Eine Zusammenlagerung von vielen Zellen derart, dass die diffundirenden Gase nothwendig eine Zelle nach der anderen durchsetzen müssen, kommt wohl bei höheren Pflanzen in Geweben ohne Intercellularräume vor, aber doch immer, im Verhältniss zum ganzen Pflanzenkörper, in ziemlich beschränkter Weise; der vorwiegend realisirte Fall ist vielmehr der, dass zwischen den zusammengelagerten Zellen Zwischenräume übrig bleiben, so dass jede einzelne Zelle wenigstens stellenweise mit elastischen Gasen unmittelbar in Berührung steht. Zunächst wird dies durch die Bildung der Intercellularräume erreicht, welche schon im Gewebe der massig entwickelten Algen, Pilze und in den meisten Flechten allgemein auftreten, im echten Parenchym der höheren

Classen niemals fehlen. Geräumige Luftwege werden aber auch durch Resorption ganzer Zellenmassen, durch Vertrocknung und Zerreissung innerer Gewebe, endlich durch die Holzbildung mit ihren continuirlichen oft weiten Holzröhren (Gefässen) und den miteinander communicirenden Holzzellen hergestellt. So wird es erreicht, dass mit wenigen Ausnahmen auch in einem sehr voluminösen Pflanzenkörper überall in mikroskopisch kleinem Areal imbibirte Zellhäute und elastische Gase sich berühren. Je nachdem nun diese das Gewebe durchbrechenden Luftwege nach aussen hin geöffnet sind oder nicht, können wir noch zwei Unterabtheilungen unterscheiden:

a) Die inneren Luftwege sind an der unverletzten Pflanze nach ausen hin nicht geöffnet; eine unmittelbare Ausgleichung der Druckdifferenzen zwischen inneren und äusseren Gasen ist nicht möglich, ein Gasaustausch zwischen den inneren Lufträumen und der Umgebung geschieht nur durch Diffusion, indem die Gase die oberflächlichen Zellen durchdringen; dieser Fall findet sich, wie es scheint, nur bei untergetauchten Wasserpflanzen realisirt, welche keine Spaltöffnungen[1]) besitzen. Bei diesen Pflanzen sind die luftführenden Intercellularräume gewöhnlich sehr gross, sie bilden gewissermassen eine innere Atmosphäre; in vielen Fällen schwellen einzelne Theile zu grossen lufterfüllten Blasen an, die als Schwimmapparate dienen. Diese innere Atmosphäre unterliegt grossen Schwankungen ihres Druckes und ihrer chemischen Zusammensetzung. Sticht man die Blätter, oder den Stengel, oder die Wurzeln untergetauchter von der Sonne beschienener Pflanzen von Vallisneria, Ceratophyllum, Potamogeton u. s. w. an, so entweicht durch die Wunde augenblicklich ein heftiger Blasenstrom, der eine namhafte Pression der eingeschlossenen Luft andeutet; liegt die Pflanze im Finstern in Wasser, so kommt keine Blase, oder nur sehr wenige und langsam; der Druck der inneren Atmosphäre ist in diesem Falle also gering. Dass bei derartigen Pflanzen, wenn sie ganz unverletzt sind, der Druck zu bedeutender Höhe steigen muss, folgt auch aus dem Umstande, dass aus Stammquerschnitten am Sonnenlicht stundenlang Blasen aufsteigen, die endlich mehr als das Volumen der Pflanze selbst betragen können; ist nun in der unverletzten Pflanze derselbe Gasentbindungsprocess thätig, so muss die eingeschlossen bleibende Gasmasse unter einen hohen Druck gerathen, der nur langsam durch die Gasdiffusion wieder ausgeglichen wird. Gleichzeitig mit dem Druck ändert sich aber die chemische Beschaffenheit des inneren Gases; im Sonnenschein wird Sauerstoff und Stickstoff frei, die sich bei unverletzten Pflanzen in den Hohlräumen sammeln, bei verletzten durch diese entweichen; befindet sich die Pflanze im Schatten oder im Finstern, so wird ein Theil des in ihren Hohlräumen enthaltenen Sauerstoffgases zur Athmung, d. h. zur Kohlensäurebildung verbraucht, die erzeugte

1) Nach A. Weiss (Jahrb. f. wiss. Bot. IV. 189) sollen auf den untergetauchten Theilen von Najas- und Potamogetonarten Spaltöffnungen vorkommen (aber doch wohl nur in geringer Zahl), und sein Schluss »das Medium, in welchem die Pflanze oder der Theil derselben sich befindet (Luft, Erde, Wasser), habe keinen Einfluss auf das Entstehen dieser Gebilde«, scheint mir doch zu weit zu gehen. Die Seltenheit oder selbst der Mangel der Spaltöffnungen auch bei den chlorophyllfreien Schmarotzern und Humusbewohnern, ihre Häufigkeit auf chlorophyllhaltigen Organen, zumal den Blättern der Landpflanzen, scheint doch gewiss darauf hinzudeuten, dass sie eine bestimmte Beziehung zum Gasaustausch, also auch zur Lebensweise der Pflanze haben.

Kohlensäure löst sich aber in verhältnissmässig grosser Menge im Zellsaft, und kann daher auch schneller durch die Zellen in das umgebende Wasser diffundiren. Die Füllung der inneren Hohlräume einer submersen Pflanze mit Luft kann nur dadurch geschehen, dass die im umgebenden Wasser enthaltenen Gase zunächst in die saftreichen Zellen diffundiren und von dort aus in die Hohlräume entweichen; auch die Entleerung ist nur auf diesem Wege möglich; die Druckdifferenzen der in- und ausserhalb der Pflanzen enthaltenen Gase können den Diffusionsprocess derselben beschleunigen, da die vom Zellsaft absorbirten Gewichtsmengen jedes Gases bei gegebenem Absorptionscoefficienten von dem Druck abhängen, und da bei zunehmender Dichtigkeitsdifferenz des absorbirten Gases, auch seine Ausgleichungsgeschwindigkeit nach der einen oder anderen Seite hin zunimmt.

Den Uebergang von den untergetauchten Wasserpflanzen zu den Landpflanzen machen in Bezug auf die hier besprochenen Verhältnisse die im Grunde der Gewässer eingewurzelten, deren Blätter und Blüthenstämme sich erst später über das Wasser emporhoben (die Nymphaeaceen, Iris Pseud-Acorus, Cicuta virosa, Oenanthe Phellandrium, Phragmites, Typha, Acorus calamus, Equisetum limosum u. a.); sie zeichnen sich sämmtlich durch geräumige Lufthöhlungen in ihrem Gewebe aus, und so lange sie noch unter Wasser sich befinden, dürfte alles von den submersen Gesagte auch für sie gelten; sobald aber die Blätter sich auf die Oberfläche des Wassers lagern, oder dieses überragen, wird durch die Spaltöffnungen derselben eine, wenn auch nicht sehr fördernde, so doch immerhin eine freie Communication hergestellt, durch welche die äussere und innere Luft ihre Druckdifferenzen wenigstens zum Theil ausgleichen können; jedenfalls sind dann die Diffusionskräfte nicht mehr die einzigen Vermittler zwischen aussen und innen, es sei denn, dass man die Spaltöffnungen für eng genug hielte, um sie mit den Poren einer die Gasdiffusion bewirkenden Haut zu vergleichen.

b) Die zweite Unterabtheilung bilden die Landpflanzen, die beständig auf dem Wasser schwimmenden (Pistia, Stratiotes) und die Epiphyten, deren Epidermis mit überaus zahlreichen Spaltöffnungen versehen ist[1]; diese stehen nicht nur, wie das Mikroskop zeigt, mit den Intercellularräumen des Parenchyms in Verbindung, sondern sie communiciren durch diese auch, wie sich durch Versuche darthun lässt, mit den luftführenden Gefässen und Holzzellen. Sehr häufig aber stellen sich auch bei diesen Pflanzen sehr umfangreiche Lufträume im Inneren her, welche gleich denen der submersen eine Art innerer Atmosphäre aufnehmen können[2]; dahin gehören die hohlen Blätter und Blüthenschäfte von

---

1) Unter 157 untersuchten Pflanzenarten fand A. Weiss auf der Epidermis der Blätter

bei	54	Arten	1—100	Spaltöffnungen	auf 1	□Mill.
»	38	»	100—200	»	»	»
»	39	»	200—300	»	»	»
»	12	»	300—400	»	»	»
»	9	»	400—500	»	»	»
»	1	»	500—600	»	»	»
»	3	»	600—700	»	»	»

(A. Weiss, Jahrb. f. wiss. Bot. IV. 165.)

2) Die Grösse der Lufträume im Gewebe der Blätter bestimmte Unger durch Injection derselben mit Wasser. Die injicirten Hohlräume betragen bei 39 Arten von 3,5 bis 71 p. Ct. des



Allium Cepa, die hohlen Stengel der Gramineen, Compositen, Umbelliferen, Cucurbitaceen, Labiaten, Scrofularineen und landbewohnenden Equiseten, sowie die lufthaltigen Hülsen der Leguminosen, die Schoten der Cruciferen, die Kapsel von Papaver und zahlreiche andere Fruchtformen. Bei derartigen Pflanzen hat man daher zu unterscheiden:

α) Die sehr engen Intercellularräume des Parenchyms, die bei ihrem äusserst geringen Durchmesser Capillarkräfte auf die in ihnen enthaltene Luft geltend machen müssen.

β) Die schon bedeutend weiteren Lufträume der grösseren Holzgefässe und luftführenden Holzzellen.

γ) Die grossen Höhlungen der zuletzt genannten Art, bei denen Capillarwirkungen gar nicht mehr in Betracht kommen.

Die Spaltöffnungen, welche für alle diese Hohlräume die Communicationswege nach aussen darstellen, sind zwar sehr zahlreich, aber doch so eng, dass sie selbst bei bedeutenderen Druckdifferenzen der inneren und äusseren Luft eine Ausgleichung nur sehr langsam gestatten.

Ausser den Spaltöffnungen sind häufig noch zufällige Oeffnungen, zumal an älteren Stammtheilen vorhanden, die als Communicationswege für die äussere und innere Luft dienen; feine Risse in der Rinde sind sehr allgemein, ebenso die Oeffnungen der Gefässe an den Stellen, wo Blätter sich abgelöst haben. — Ein Umstand, der die Lüftung der Hohlräume durch Druckausgleichung erschwert, ist der Mangel der Spaltöffnungen und anderer Lüftungswege an den Wurzeln; die Oberfläche derselben ist geschlossen, wie die der submersen Wasserpflanzen, der Aus- und Eintritt der Gase kann hier nur durch Diffusion allein bewirkt werden. Eine an ihren oberirdischen Theilen mit Spaltöffnungen versehene Pflanze, deren Wurzel unverletzt ist, lässt sich daher einem System von capillaren und nichtcapillaren mit Luft erfüllten Röhren vergleichen, welche unten sämmtlich geschlossen sind; es ist leicht verständlich, dass in einem solchen die Ausgleichung von Druckdifferenzen schwieriger stattfindet, als wenn beide Enden mit Oeffnungen versehen sind.

Unter der Voraussetzung, dass die bisher erkannten Diffusionsgesetze der Gase in ihrer allgemeinsten Fassung auch auf die lebende Zelle Anwendung finden, können wir, da genauere Beobachtungen noch nicht gemacht sind[1], indessen versuchen, uns wenigstens in allgemeinsten Umrissen eine Vorstellung von den wichtigsten Diffusionsvorgängen in der Pflanzenzelle zu bilden. Nehmen wir als den einfachsten Fall den an, es sei eine einzelne Zelle von Wasser umgeben; dann können wir uns vorstellen, der Zellsaft, die Imbibitionsflüssigkeit des Protoplasmas und der Zellhaut bilde mit dem umgebenden Wasser ein zusammenhängendes Ganze; nur die Lagerung der Wassertheilchen ist an den genannten Orten verschieden; enthält nun das umgebende Wasser ein bestimmtes Quantum Sauerstoff im absorbirten Zustand, und nehmen wir an, die Zellflüssigkeiten seien frei davon, so wäre zunächst das Gleichgewicht zwischen dem umgebenden Wasser und dem Imbibitionswasser

---

Gesammtvolumens der Blätter. (Sitzungsber. der kais. Akad. der Wiss.. Wien 1854. Bd. XII. p. 367.)

1) Garreau's Versuch (Ann. des sc. nat. 1850), wonach die von Spaltöffnungen freie Epidermis der Zwiebelschalen Kohlensäure zum Kalkwasser hinüber diffundiren liess, bestätigt nur, dass geschlossene Zellhäute wirklich Gasdiffusion gestatten, bietet aber weiter keine Anhaltspuncte zu eingehender Beurtheilung.

der Zellhaut gestört; die letztere würde einen Theil der absorbirten Sauerstoffmolecüle aus jenem an sich ziehen[1]), und zwar würde die in die Poren der Haut eintretende Anzahl derselben nicht blos von der Natur und dem Volumen der Imbibitionsflüssigkeit, sondern auch von dem molecularen Bau der Zellhaut selbst abhängen; auf ihrer inneren Seite wird aber die Zellhaut von dem Protoplasmaschlauch berührt und dieser, ebenfalls mit Wasser durchtränkt und von besonderer Molecularstructur, wird dem Imbibitionswasser der ihn berührenden Zellhaut einen Theil der absorbirten Sauerstoffmolekeln entziehen, den so entstandenen Verlust wird die letztere durch Aufnahme von aussen her ersetzen. Der Zellsaft, der den Hohlraum des Protoplasmas ausfüllt, wird seinerseits diesem eine gewisse Zahl Sauerstoffmolecüle entziehen, und dieses sie zunächst aus der Haut, diese abermals aus dem umspülenden Wasser ersetzen. Endlich würde auf diese Weise ein molecularer Gleichgewichtszustand eintreten, die Bewegung der im Wasser gelösten Gasmolecüle aufhören. Denken wir uns dieses Gleichgewicht hergestellt, so ist zu vermuthen, dass dabei die Lagerung und Dichtigkeit der Gasmolecüle in dem umgebenden Wasser, in der Haut, in dem Protoplasma, dem Zellsaft jedesmal eine andere ist; jedes enthält soviele Sauerstoffmolecüle und in solcher Lagerung, als seiner Molecularstructur und chemischen Zusammensetzung entspricht. Nun wissen wir aber, dass der in der Zelle diffundirte Sauerstoff seine chemische Verwandtschaft auf die darin enthaltenen Stoffe geltend macht, es bildet sich zumal Kohlensäure; der dazu verbrauchte Sauerstoff ist für das vorhin hergestellte moleculare Gleichgewicht so gut wie verschwunden; die betreffenden Theile der Zelle werden diesen Verlust an Sauerstoff von aussen her ersetzen, und da der Verbrauch fortdauert, wird auch der Ersatz von aussen her fortdauern, es entsteht ein Strom von Sauerstoffmolecülen aus dem umgebenden Wasser in das Innere der Zelle, und zwar ist dieser Diffusionsstrom um so rascher, je schneller der Verbrauch des diffundirenden Gases in der Zelle stattfindet. Die in der Zelle erzeugte Kohlensäure löst sich zunächst, den Diffusionsgesetzen folgend, in den Zellflüssigkeiten (Zellsaft, Imbibitionsflüssigkeit des Protoplasmas und der Haut) auf, und da diese mit dem umgebenden Wasser ein zusammenhängendes Ganze bilden, so beginnt sie alsbald nach aussen zu diffundiren, mit welcher Geschwindigkeit, das hängt von den Hindernissen ab, welche die Molecularstructur der organisirten Zelltheile und die Zellflüssigkeiten geltend machen; die Vertheilung der Kohlensäure und ihre Bewegung aus der Zelle wird aber im Allgemeinen eine andere sein, als die des hineindiffundirenden Sauerstoffs. — Ist die Zelle chlorophyllhaltig und wird sie von Sonnenstrahlen getroffen, während das umgebende Wasser diffundirte Kohlensäure enthält, so bewegt sich ein Strom von Kohlensäuremolecülen von aussen in die Zelle, und ein beinahe ebenso schneller Strom von Sauerstoffmolekeln tritt gleichzeitig aus. Der allgemeinste mögliche Fall ist auch hier der, dass die anfänglich im umgebenden Wasser diffundirten Kohlensäuretheilchen in verschiedener Dichtigkeit sich in die Haut, das Protoplasma und den Zellsaft einlagern; die Ursache der Gleichgewichtsstörung liegt hier im grüngefärbten Protoplasma (Chlorophyll); hier wird die eingedrungene Kohlensäure zersetzt, also für den Diffusionsstrom vernichtet, das Gleichgewicht also beständig gestört, so dass aus der nächsten Umgebung des Chlorophylls beständig neue Kohlensäuretheilchen in dieses nachdringen. Die durch das Chlorophyll aus ihrer chemischen Verbindung (mit Kohlenstoff und Wasserstoff) befreiten Sauerstoffmolekeln diffundiren von dort aus in den Zellsaft, in die Zellhaut und verbreiten sich von hier aus in's umgebende Wasser,

1) Dieser Ausdruck sei der Kürze wegen gestattet: die moleculare Anziehung bei der Diffusion der Gase in Flüssigkeiten (und poröse Körper) ist deshalb anzunehmen, weil jede Flüssigkeit für verschiedene Gase verschiedene Absorptionscoefficienten besitzt, die selbst die Einheit übersteigen können (d. h. eine Flüssigkeit kann mehr als ihr eigenes Volumen eines Gases absorbiren), weil ferner die Cohäsion gashaltiger Flüssigkeiten geringer ist als die gasfreier, endlich wegen der langsamen Verbreitung des diffundirenden Gases in der Flüssigkeit. Dass ausser der molecularen Anziehung zwischen Gas und Flüssigkeit aber auch die Expansion des Gases selbst mitwirkt, folgt aus dem Umstand, dass das in der Flüssigkeit diffundirte Gas nach dem Mariotte'schen Gesetze folgt (Ludwig, a. a. O. p. 61—63).



und da das Volumen des entbundenen Sauerstoffs dem der zersetzten Kohlensäure fast gleichkommt, da ferner die Austrittswege für beide dieselben sind, so muss nach Herstellung eines statischen Zustandes die entgegengesetzte Bewegung beider nahezu die gleiche Geschwindigkeit haben. Das physiologisch wichtigste Resultat dieses Vorgangs ist die Aufsammlung kohlenstoffhaltiger Assimilationsproducte in der Zelle; enthält nämlich das umgebende Wasser auch nur sehr wenig Kohlensäuremolecüle aufgelöst, so wird dennoch eine sehr grosse Zahl derselben in die Zelle eintreten müssen; die Zelle wird zum Centrum einer Molecularbewegung derart, dass von allen Seiten her die im umgebenden Wasser diffundirten Kohlensäuremolekeln sich nach jener hinbewegen; jedes hineingelangte Kohlensäuremolecül wird dort zersetzt, das Gleichgewicht also beständig gestört. — Denken wir uns die in Betracht genommene einzelne Zelle in freier Luft, so wird zunächst jedes der atmosphärischen Gase nach Maassgabe seines Absorptionscoefficienten und seines Druckes in die Zellhaut diffundiren und sich von hier aus in die übrigen Zellentheile verbreiten; es wird dabei das numerische Verhalten der einzelnen Diffusionsvorgänge sich anders gestalten, als vorhin, aber das Resultat liegt, wie die Erfahrung zeigt, in gleicher Richtung; zumal tritt auch hier die chlorophyllhaltige Zelle im Licht als ein Sammlungscentrum für die sehr dünn gesäten Kohlensäuremolekeln der Luft auf; der sehr grosse Absorptionscoefficient der Kohlensäure für Wasser und gewiss auch für wässrige Zellsäfte wird dieselbe in den letzteren dichter zusammenlegen, als in der umgebenden Luft, und da sie in der chlorophyllhaltigen Zelle beständig zersetzt werden, so wird von aussen her beständig eine Anzahl anderer Kohlensäuretheilchen nachdringen. Die Bewegung der Luft selbst, sowie im vorigen Falle die Massenbewegung des Wassers werden übrigens diesen Aufsammlungsprocess unterstützen, indem so beständig Luft- respective Wassermassen an die Oberfläche der Zelle hingeführt werden, welche ihren ganzen Gehalt an Kohlensäuremolekeln noch besitzen; bei absoluter Ruhe des umgebenden Mediums müsste sonst die Störung des Diffusionsgleichgewichts in der Zelle sich langsam in concentrischen Kugelschalen um die Zelle herum verbreiten, und so die entfernteren Kohlensäuretheilchen nach und nach blos durch Diffusion dem Strömungscentrum zuführen.

In den bisher betrachteten Fällen ist der chemische Process in der Zelle die Ursache der beständigen Gleichgewichtsstörung der Diffusionskräfte, und gewiss kommt diese Ursache vorwiegend in Betracht; ausserdem wird aber die Diffusionsbewegung der Gastheilchen beständigen Schwankungen unterliegen, die durch Temperaturwechsel, Aenderung des Barometerstandes u. s. w. veranlasst sind, insofern diese die Dichte des absorbirten Gases bestimmen. Wenn die Zelle nicht mit der freien Luft oder dem umspülenden Wasser in Berührung steht, sondern einen Binnenraum der Pflanze (Intercellularraum, Lufthöhlen verschiedener Art) begrenzen hilft, so treten weitere Verwickelungen hinzu; durch den Diffusionsvorgang selbst wird die chemische Zusammensetzung der in den Binnenräumen enthaltenen Luft alterirt, der Druck der einzelnen Gase unterliegt Variationen, die sich nur langsam durch die oberflächlichen Communicationswege ausgleichen, und diese Aenderungen wirken zurück auf den Diffusionsvorgang in jeder einzelnen die Binnenräume begrenzenden Zelle.

§ 71. Im vorigen Paragraphen wurden die wichtigsten Gesichtspuncte geltend gemacht, welche bei einer Theorie der Gasbewegung in der Pflanze in Betracht zu ziehen wären; in Ermangelung positiver Angaben über die reinen Diffusionsvorgänge zwischen Zelle und umgebendem Medium, wende ich mich sogleich zu denjenigen Erscheinungen, welche durch die offene Communication der Binnenräume der Gewebe unter sich und mit der umgebenden Luft hervorgerufen werden, wo also die Bewegung der Gase nicht mehr durch Molecularkräfte und in molecularen unsichtbaren Poren stattfindet, wo es vielmehr auf eine Massenbewegung der Gase durch sichtbare oft grosse Canäle ankommt.

Was sich aus der verhältnissmässig sehr geringen Zahl von Beobachtungen auch über diesen Gegenstand im Allgemeinen sagen lässt, wurde schon § 70 angedeutet; das Folgende soll die experimentellen Nachweisungen dafür liefern.

Die Wegsamkeit der Holzröhren (Gefässe) für Luft und theilweise ihr capillares Verhalten gegen Wasser lässt sich leicht durch die Zusammenstellung Fig. 28 veranschaulichen; an dem kürzeren Schenkel eines nicht allzu dünnen, zweischenkeligen Glasrohrs befestigt man mittels eines Kautschukrohrs *K* ein oben und unten abgeschnittnes frisches Aststück sammt seiner möglichst unverletzten Rinde; man stellt die Vorrichtung in den mit reinem Wasser *F* gefüllten Glascylinder *C* so, dass das Niveau des Wassers einige Millimeter hoch über der Schnittfläche des Aststückes *h* steht; sodann giesst man in den längeren Schenkel möglichst schnell so viel Quecksilber, dass es in diesem etwa 20 Cm. höher steht, als im kurzen Schenkel. Aus der glatten Querschnittsfläche dringt nun die durch den Quecksilberdruck aus dem kurzen Schenkel in's Holz von unten hineingepresste Luft in Gestalt zahlreicher Blasenschnüre hervor; dem entsprechend sinkt der Quecksilberspiegel im langen Schenkel. Je grösser die Druckhöhe des Quecksilbers im langen Schenkel ist, desto zahlreicher sind die feinen hervordringenden Bläschen; bei seinem Sinken hören die feinsten Oeffnungen bald auf, Bläschen austreten zu lassen, zuletzt kommen nur noch grössere Blasen aus den weitesten Gefässöffnungen hervor; endlich hören auch diese auf und man bemerkt, dass dabei das Quecksilber im langen Schenkel oft noch um einige oder mehrere Centimeter höher steht, als im kurzen, nur in seltenen Fällen tritt Ausgleichung des Druckes ein. So wurden z. B. von folgenden Bäumen um Mitte Aprils 60—80 Millim. lange und 6—8 Millim. dicke berindete Zweigstücke unmittelbar nach dem Abschneiden untersucht, und es fand sich, dass das Quecksilber im langen Schenkel folgende Druckhöhen behielt, als das Blasenwerfen auch aus den weitesten Gefässen aufhörte[1]:

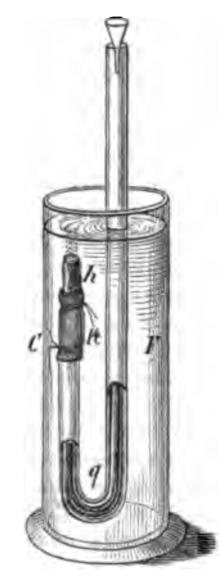


Fig. 28.

bei Prunus cerasus . .	6	Cm.	Q.-Druck
» Aesculus Hippoc. .	6	»	»
» Sambucus nigra . .	5	»	»
» Vitis vinifera . . .	1,5	»	»
» Spartium Scoparium	5	»	»
» Crataegus oxyacanth.	7,2	»	»
» Morus alba	2,5	»	»

Ist das Quecksilber bis auf den genannten Stand im langen Schenkel gesunken, so bleibt es selbst 12 Stunden und länger unverändert in dieser Lage; dies ändert sich jedoch sogleich, wenn man das Rohr auch nur soweit hebt, um den Querschnitt des Holzes über das Wasserniveau zu bringen, und wenn man ihn dann abtrocknet, oder durch Verdunstung abtrocknen lässt: das Quecksilber

1) Aus dem vertrockneten lufthaltigen Mark sowie aus den Intercellularräumen der Rinde trat niemals Luft hervor, auch wenn der Druck 20—30 Cm. Quecksilber betrug.

sinkt im langen Schenkel abermals und stellt sich in beiden Schenkeln endlich vollkommen in's Gleichgewicht. Demnach lag das Hinderniss der Druckausgleichung vorher nur darin, dass die Oeffnungen der Gefässe bei der ersten Anordnung mit Wasser bedeckt waren; dies kann man auch dadurch beweisen, dass man die Flüssigkeit *F* ganz vermeidet und nur eine dünne Wasserschicht auf den trockenen Holzquerschnitt streicht; auch so wird die Druckausgleichung verhindert; es genügt also die Oeffnung der Gefässe nur mit einem dünnen Wasserhäutchen zu verschliessen, um die Ausströmung der Luft aus derselben bei einem bestimmten Druck zu verhindern; das Wasser wird in den Gefässöffnungen offenbar durch Capillarität festgehalten und die Grösse dieser Capillarkraft durch jene Quecksilberhöhe gemessen. Doch giebt die Letztere nur den Werth für die Capillarität der weitesten Gefässöffnungen des Querschnittes an; die engeren und engsten derselben hören schon bei Quecksilberdruckhöhen von 10, 15, 20 Cm. auf, Luft durchzulassen, wenn sie mit einer dünnen Wasserschicht bedeckt sind, demnach ist ihre Capillarität durch jene Druckhöhen zu messen. Das richtige Verständniss dieser Erscheinung ist für die Beurtheilung der Versuche über die Wegsamkeit der Spaltöffnungen, wie ich zeigen werde, von grosser Wichtigkeit, und es erscheint daher nicht überflüssig, den Beweis für die Richtigkeit der gegebenen Erklärung zu liefern, was durch die Zusammenstellung Fig. 29 geschieht. An einem nicht capillaren Glasrohr zieht man über der Lampe eine Stelle zu einem feinen Capillarröhrchen aus und bricht es an der dünnsten Stelle ab; das Rohr biegt man ferner so, dass die capillare Spitze *s* an dem kürzeren Schenkel bleibt und taucht es in einen mit reinem Wasser gefüllten Cylinder, bis das Niveau *N* des Wassers um 2—3 Mill. über der capillaren Oeffnung *s* sich befindet, in welche das Wasser eindringt; die feine Oeffnung verstopft sich mit capillarfestgehaltenem Wasser. Giesst man nun in den langen Schenkel Quecksilber, bis es in diesem eine Druckhöhe von 20—25 Cm. Höhe erreicht hat, so wirft die bei *l* über *n* zusammengepresste Luft das Wasser aus der capillaren Oeffnung heraus und es steigt ein Strom feiner Bläschen empor, während das Quecksilber im langen Schenkel sinkt; hat sich aber die Druckhöhe auf einige Centimeter verringert, so hört das fernere Sinken auf und das Niveau *n'* wird stationär; dem Druck *n n'* wird alsdann durch die capillare Anziehung des Wassers in der Oeffnung *s* das Gleichgewicht gehalten; selbstredend hängt die Höhe *n n'* von der Feinheit der Oeffnung *s* ab; durch langsames Nachgiessen von Quecksilber kann bei feinen Capillaren *s* die Druckhöhe oft enorm gesteigert werden, ich habe sie mehrmals auf 16 Cm. Quecksilber gebracht. Hebt man nun das Rohr so weit, dass die Spitze *s* über den Wasserspiegel kommt, so bleibt der Quecksilberstand zunächst unverändert; nimmt man aber mit Filtrirpapier das Wasser an der Oeffnung *s* weg, was sich durch wiederholtes Betupfen thun lässt, so beginnt das Quecksilber abermals im langen Schenkel zu fallen, es gleicht sich der Druck endlich vollkommen aus, *n* und *n'* stellen sich in dieselbe Horizontale. Der in einem künstlichen Capillarrohr festgehaltene Wasserpfropf kann also einer Quecksilbersäule von 16 Cm. Höhe das Gleichgewicht halten. Die capillare Spitze

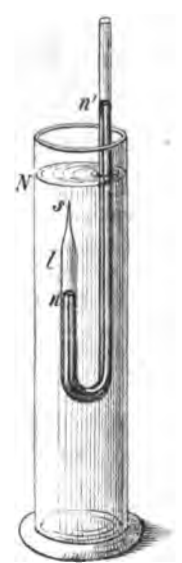


Fig. 29.

unseres Glasrohrs entspricht offenbar den Oeffnungen an dem oberen Querschnitt des Holzes in Fig. 28. Auf diese Capillarwirkung feiner unter Wasser getauchter Oeffnungen ist nun überall da zuerst Rücksicht zu nehmen, wo man die durch Druck aus ihnen unter Wasser austretende Luft sichtbar machen will.

Die Wegsamkeit der Gefässe, sowie der feinen Rindenspalten für Luft, und die Communication beider lässt sich nach dem Vorgange von Hales (Statical essays I. p. 156) durch die Zusammenstellung Fig. 30 darthun. In den Hals einer tubulirten Glocke *R* wird mittels des Korkes *K* und einer guten Verschmierung der Ast *o u* eingedichtet; das untere Ende *u* desselben taucht in das Wasser des kleinen Gefässes *c*; die tubulirte Glocke wird als Recipient auf den Teller *t* der Luftpumpe aufgesetzt. Ist der Querschnitt *o* frei, so tritt bei Evacuation des Recipienten *R* die Luft in die Gefässe bei *o* ein und dringt bei *u* in Form von Blasen hervor. Wird aber wie es Hales that, der Querschnitt *o* luftdicht verbunden, so treten bei *u* dennoch Luftblasen aus; bei einem von Hales angewandten Birkenast dauerte der Luftaustritt bei *u* Tage lang, so dass die austretende Luftmasse unmöglich aus dem Aste selbst herrühren konnte, sie trat offenbar durch die Rindenspalten zwischen *K* und *o* ein; Hales macht mit Recht darauf aufmerksam, dass die durch die Rinde eingetretene Luft durch die Oeffnungen im Holzquerschnitt austritt: es zeigt dies, dass die feinen Rindenspalten nicht nur mit den Intercellularräumen der Rinde, sondern auch mit dem Holze communiciren, und dass letzteres für Luft wegsamer ist als jene. Als Hales das unten und oben offene Gefäss *a* auf den Recipienten befestigte und mit Wasser füllte, trat bei Evacuation des Recipienten keine Luft mehr bei *u* aus, da sich die capillaren Oeffnungen der Rinde zwischen *o* und *K* mit Wasser verstopften; diese Verstopfung blieb auch dann noch bestehen, als das Wasser aus *a* wieder entfernt war; durch nachfolgende Austrocknung des Astes aber wurden die Capillaren wieder wegsam für durchtretende Luft, es konnten nun wieder beliebige Luftmengen durch die Rinde (bei verbundenem Querschnitt *o*) ein, und bei *u* austreten.

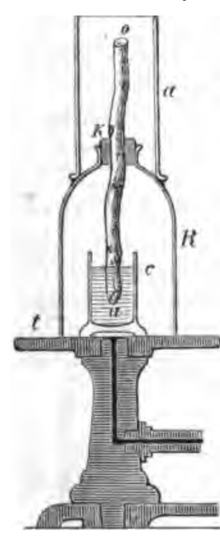


Fig. 30.

§ 72. Die Wegsamkeit der Spaltöffnungen für Luft und ihre Communication mit den Holzgefässen beweise ich durch folgende Versuche. In Fig. 31 sind die Theile ebenso wie bei Fig. 30 zusammengestellt; in der Gasentbindungsflasche *F* entwickelt sich aus Marmor Kohlensäure, welche durch das Kautschukrohr *K* in das Aufsatzgefäss *a* geleitet wird und dieses schliesslich erfüllt. Das frische unverletzte Blatt *B* muss mit seinem Stiel völlig luftdicht durch den Kork des tubulirten Recipienten gehen, was durch eine passende sorgfältig aufgetragene Verschmierung zu erreichen ist. Schon nach den ersten Zügen des Kolbens der Luftpumpe tritt ein Blasenstrom aus dem Stielquerschnitt bei *u* in das Kalkwasser, welches sich trübt; die bei *B* durch die Spaltöffnungen eingetretene Kohlensäure durchsetzt die Intercel-

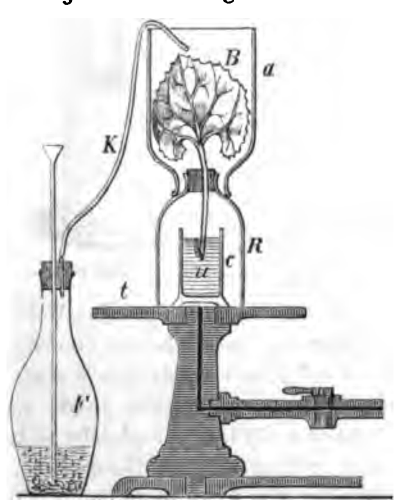


Fig. 31.

lularräume des Blattparenchyms und tritt in die Gefässe über, denn nur aus diesen nicht aber aus den Intercellularräumen tritt die Kohlensäure bei *u* aus. Ist der Stiel hohl, so kommt diese ausschliesslich durch den Hauptcanal in grossen Blasen zum Vorschein. — Nimmt man statt des Blattes einen belaubten unten schief durchgeschnittenen Stamm von einer einjährigen mit unverletzter Epidermis versehenen Pflanze, z. B. von Brassica Napus, Polygonum Fagopyrum, Solanum tuberosum, Zweige von Syringa oder Prunus Cerasus, so strömt auch hier die Kohlensäure des Gefässes *a* am Stammquerschnitt in das Kalkwasser über, sobald man die Luft im Recipienten verdünnt, zum Beweise, dass die Hohlräume, namentlich die Gefässe auch der tiefen Stammtheile, mit den Spaltöffnungen communiciren. Setzt man aber eine mit möglichst unverletzten Wurzeln versehene Pflanze (Brassica, Hordeum, Fagopyrum) in obigen Apparat an Stelle des Blattes *B*, so tritt selbst bei sehr starker Druckverminderung im Recipienten keine Luft an den Wurzeloberflächen aus, dies geschieht aber an jedem Querschnitt selbst feinerer Wurzeln.

Durch die Zusammenstellung Fig. 32 gelingt es leicht, auch den umgekehrten Gasstrom durch die Spaltöffnungen hinaus zu erhalten; doch muss der etwas complicirte Apparat sehr sorgfältig zusammengestellt sein. Das frische, völlig unverletzte Blatt wird mit seiner Lamina in den kugeligen Hohlraum des Glasgefässes *a* geschoben und in den Kork sehr sorgfältig eingedichtet. Das Rohr des Gefässes *a* taucht innerhalb des Recipienten *R* in das Kalkwasser des Gefässes *c*; der Aufsatz *b*, der zur Füllung mit Kohlensäure bestimmt ist, kann auch vermieden werden, indem man das Kautschukrohr *K* der Entbindungsflasche über den Querschnitt des Blattstiels stülpt. Bei der Entleerung des Recipienten *R* tritt nun Kohlensäure in das Kalkwasser durch das Rohr des Gefässes *a*, die nur durch die Gefässe des Blattstielquerschnittes ein- und durch die Spaltöffnungen der Lamina ausgetreten sein kann (Phaseolus, Helianthus annuus).

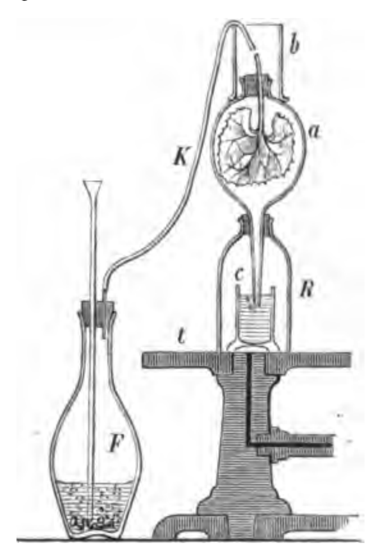


Fig. 32.

Wollte man bei der Anordnung Fig. 31 das Blatt einfach umkehren, so dass die Lamina in Wasser oder Kalkwasser tauchte, so würde man selbst bei sehr starker Entleerung des Recipienten bei den Blättern vieler Pflanzen ein wesentlich anderes Resultat erhalten; es treten aus der eingetauchten Blattfläche zahlreiche Luftbläschen hervor, die an der Lamina sitzen bleiben, ein Blasenstrom kommt aber nicht zu Stande, weil, wie aus dem Folgenden hervorgeht, die Spaltöffnungen sich schliessen, oder aber mit Wasser capillar verstopfen. Diese Verstopfung der Spaltöffnungen untergetauchter Blätter ist indessen nicht allgemein, wenigstens tritt sie nicht immer sogleich nach dem Untertauchen des Blattes ein, nämlich dann, wenn die Lamina mit einer Luftschicht unter Wasser überzogen bleibt; die Beachtung dieser Thatsache und der unter *α* gezeigten

Verstopfung feiner Oeffnungen durch capillar festgehaltenes Wasser, sobald sie von diesem berührt werden, genügt, um die einander scheinbar widersprechenden Beobachtungen Unger's und v. Mohl's über die Wegsamkeit der Spaltöffnungen unter Wasser zu erklären und zu vereinigen, s. § 73.

Schon Raffeneau Delille[1]) bewies, dass durch Einblasen in den Querschnitt des Blattstiels von Nelumbium die Luft aus den Spaltöffnungen der Lamina hervorgetrieben wird. Leitgeb und Unger[2]) zeigten dann, dass man in das abgeschnittene Ende der Blätter von Allium, Iris, oder des Stammes von Hippuris, Equisetum blasend, die Luft unter Wasser an den Blattflächen austreten sieht. Diese Versuche gelingen jedoch, wie man sich bald überzeugt, nur dann, wenn die Oberhaut der untergetauchten Lamina vom Wasser nicht benetzt wird; bei den Blättern von Allium Cepa lässt sich dies sehr leicht zeigen; streicht man an einer beliebigen Stelle eines frischen Blattes mit dem feuchten Finger die adhärirende Luftschicht weg, so dass diese Stelle unter Wasser benetzt wird, und bläst man dann noch so heftig in das offene Ende, so tritt Luft nur da hervor, wo die Epidermis noch mit ihrer silberweissen Luftschicht überzogen ist, an der benetzten Oberhautstelle kommt keine Blase hervor. Will man sich daher des durch Fig. 31 verdeutlichten Verfahrens nicht bedienen, so kann man den Delilleschen Versuch umkehren und statt in den Stiel zu blasen, die Lamina des hinreichend kleinen Blattes in die Mundhöhle nehmen, die Lippen fest um den Stiel legen, und indem man den Stielquerschnitt in Wasser hält, heftig blasen; die Luft tritt dann unter dem Druck der Backen aus der Mundhöhle in die Spaltöffnungen der Lamina, und indem sie durch die Intercellularräume in die Gefässe übertritt, dringt sie aus denselben am eingetauchten Stielquerschnitt als schneller Blasenstrom hervor. Man muss sich aber sorgfältig davon überzeugen, dass die Epidermis der Lamina keine Verletzung habe, was man einfach dadurch erreicht, dass man diese untertaucht und in den Stiel bläst, an verletzten Stellen treten dann sogleich Luftblasen hervor. Auf die angegebene Art konnte ich die Luft durch die Lamina hinein und zum Stiel hinausblasen, z. B. bei Arum maculatum, Primula sinensis, Rumexarten, Lupinus polyphyllus, Tanacetum vulgare. Da ich im Stande bin durch Blasen in ein zweischenkeliges Rohr einer Quecksilbersäule von 8—10 Cm. Höhe das Gleichgewicht zu halten, so genügt also ein solcher Luftdruck, um die Luft durch die Spaltöffnungen der Blattfläche in die inneren Luftwege so schnell hineinzupressen, um einen Blasenstrom am Querschnitt zu erhalten, wo die capillare Verstopfung der vom Wasser berührten Gefässöffnungen noch zu überwinden ist. Man kann diese Versuche aber zweckmässiger mit dem Apparat Fig. 33 ausführen. Ein oben und unten offenes Glasrohr von 10 bis 12 Cm. Länge und 4 bis 5 Cm. Durchmesser wird beiderseits sehr genau verkorkt (*K K'*); durch den oberen Kork *K* ist vorher der Blattstiel *S* gesteckt und in diesem mit einem Schmiermittel luftdicht eingefügt worden; durch den unteren Kork *K'* geht der kurze Schenkel des Rohres *R*; man stellt diese Vorrichtung, deren Hohlräume noch mit Luft gefüllt sind, so unter Wasser, dass der Spiegel *N* desselben einige Millimeter hoch über dem Querschnitt des Blattstiels steht. Dann giesst man durch den Trichter schnell ein grösseres Volumen Quecksilber

1) Ann. des sc. nat. 1841. T. 14. p. 328.
2) Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wiss. Wien 1857. XXV.

ein, so dass es im langen Schenkel eine Druckhöhe $q\ q'$ von etwa 20 Cm. erreicht; um häufiges Nachgiessen zu vermeiden, sei das Rohr *R* ziemlich weit. Die in dem Hohlraum des weiten Rohrs zusammengepresste Luft dringt nun in die Spaltöffnungen der Lamina *B* ein und tritt bei *S* als Blasenstrom hervor. Statt des Blattes kann man auch einen belaubten Zweig (z. B. von Oleander) benutzen. Hat man die Weite der beiden Glasröhren so gewählt, dass die Druckhöhe $q - q'$ sich nicht allzu schnell ändert, so dauert der Blasenstrom bei *S* zuweilen 24 Stunden.

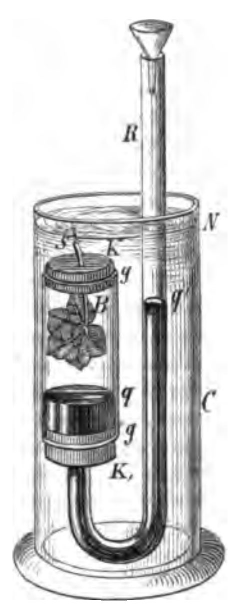


Fig. 33.

§ 73. Der Porus der Spaltöffnung wird durch verschiedene Einflüsse, zumal durch die umgebende Feuchtigkeit und die Beleuchtung bald erweitert, bald verengert, was auf die Ausgleichung des Druckes der Binnenluft und der umgebenden Atmosphäre von Einfluss sein muss. Die Kenntniss dieser merkwürdigen Veränderungen der Spaltöffnungen verdankt man einer der klassischen Arbeiten H. v. Mohl's[1]). Aus dem von ihm entdeckten verwickelten Zusammenwirken der Schliesszellen und der umgebenden Epidermiszellen bei Aufnahme oder Abgabe von Wasser entspringt ein verschiedenes Verhalten der Porenöffnung bei verschiedenen Pflanzen: bei manchen (Orchideen) wird durch Berührung der unverletzten Blätter mit Wasser die Spalte erweitert, bei der Mehrzahl der Pflanzen aber geschlossen (Gräser, Amaryllis formosissima); über die Einwirkung der Wasseraufnahme überwiegt aber der Einfluss des Lichts, der, je intensiver das Letztere ist, den Porus desto mehr zu erweitern strebt. Man darf daher den Schluss ziehen, dass bei der Mehrzahl der Arten die in Luft befindlichen und beleuchteten Spaltöffnungen durch ihre Erweiterung den Gasaustausch zwischen den Binnenräumen und der Atmosphäre erleichtern, im Finstern und bei Befeuchtung mit Wasser (Thau, Regen) ihn erschweren. Vielleicht darf man annehmen, dass selbst die Orchideen, deren Spaltöffnungen in Berührung mit Wasser sich öffnen, bei starker Wasserentziehung sich schliessen, im gewöhnlichen Lebensgange nicht einmal eine Ausnahme machen, da ihre Blätter von Wasser sehr schwierig benetzt werden, die Oeffnung durch Benetzung im natürlichen Verlauf der Dinge also nur ausnahmsweise vorkommen dürfte. Als allgemeinsten Satz wird man endlich den hinstellen können, dass, so lange die Blätter der Pflanzen überhaupt von Luft umgeben sind und von einer gewöhnlichen Beleuchtung getroffen werden, ihre Spaltöffnungen eine mittlere Weite besitzen, die durch verschiedene Einflüsse bald gesteigert, bald vermindert werden kann.

H. v. Mohl benutzte für seine Beobachtungen vorzugsweise monocotyle Pflanzen, die sich meist durch grosse Spaltöffnungen auszeichnen (über den anatomischen Bau derselben vergl. seine gen. Abhandlung). Um die Wirkung der Benetzung klar hervortreten zu lassen, wurden die Blätter unter der Luftpumpe mit Wasser injicirt. Zunächst untersuchte er den

1) H. v. Mohl, Botan. Zeitg. 1856. p. 697, wo auch die Litaratur sorgfältig berücksichtigt ist; die Abhandlung ist von ausgezeichneten Abbildungen verschiedener Spaltöffnungen begleitet.

Einfluss der Wasseraufnahme und Abgabe an den isolirten Spaltöffnungsapparaten, die er durch Quer- und Längsschnitte so darstellte, dass sie nur noch mit Stücken geöffneter Epidermiszellen zusammenhingen, von denen sie also keinen Druck und keine Gestaltveränderung mehr erfahren konnten; die unverletzten Schliesszellen konnten daher ihren eigenen Gestaltveränderungen frei folgen. Bei diesem Verfahren tritt nun das constante Ergebniss auf: »Die Porenzellen erweitern die zwischen ihnen gelegene Spaltöffnung in Wasser sehr bedeutend und schliessen dieselbe in Zuckerwasser« (durch Wasserentziehung); durch abwechselnde Anwendung von Wasser und Zuckerwasser konnte die Oeffnung und Schliessung beliebig oft hervorgerufen werden: die Porenzellen erweitern also durch ihre Turgescenz die Spaltöffnung und verengen sie durch ihr Collabiren; bei Amaryllis formosissima öffnet sich die Spalte durch Wasseraufnahme der Schliesszellen bis auf $^1/_{84}$ Linie. Bei Pancratium illyricum, Lilium Martagon und bulbiferum konnte derselbe Erfolg auch bei einfach abgezogenen Epidermisstücken erreicht werden. — Aus dem Verhalten der isolirten Schliesszellen darf man aber noch nicht ohne Weiteres auf den Zustand der Spalte an unverletzten Blättern schliessen, wo die umliegenden Epidermiszellen durch ihre Formänderungen die Spaltöffnung beeinflussen, so dass diese unter dem Druck ihrer Nachbarzellen sich schliessen kann, wo sie ohne diesen sich geöffnet hätte. Es giebt allerdings Pflanzen, bei welchen die Schliesszellen und die Epidermis so zusammenwirken, dass auch am unverletzten Blatt durch Wasseraufnahme eine starke Erweiterung der Spaltöffnung eintritt, so bei den Orchideen, wo nach Mohl die Schliesszellen schon vermöge ihrer Lage von dem Druck der Epidermiszellen ziemlich unabhängig sind. Aehnlich verhalten sich auch Lilium Martagon, bulbiferum, candidum. Bei den Orchideen öffnet sich die Spalte im Wasser auf $^1/_{200}$ Linie und schliesst sich in Zuckerwasser auf $^1/_{800}$ bis $^1/_{1000}$ Linie, bei den Lilien schwankt das Verhältniss zwischen $^1/_{800}$ und $^1/_{400}$ Linie. Bei der Mehrzahl der Pflanzen aber ist das Verhältniss zwischen Schliesszellen und Epidermis derart, dass sich die Spalten an unverletzten mit Wasser benetzten Blättern schliessen; besonders schnell geschieht es bei den Gräsern; Mohl leitet dies, wie er zumal an Amaryllis formosissima zeigt, davon her, dass bei diesen Pflanzen die Schliesszellen zwischen die nächsten Epidermiszellen so eingeklemmt sind, dass ihre eigene Gestaltveränderung, welche eine Erweiterung der Spalte bedingen würde, von dem Druck der wasseraufnehmenden Epidermiszellen völlig überwogen wird. Bei Amaryllis formosissima sind an frischen Blättern Vormittags die Spalten geöffnet; legt man einen Blattabschnitt unter Wasser, so schliessen sie sich in $^1/_4$ bis $^1/_2$ Stunde völlig. Dabei wird der im geöffneten Zustande der Spalte rundliche Umfang der vereinigten Schliesszellen lang elliptisch, wenn sie sich schliesst, was nur aus dem Druck der benachbarten Epidermiszellen zu erklären sei; dem entsprechend gelingt es auch durch passendes Zuckerwasser die Spalte zu öffnen, indem sich die Epidermiszellen zurückziehen, obgleich die Schliesszellen für sich eine Schliessung bewirken müssten. Der durch das Abwelken des Blattes bewirkte Wasserverlust erzeugt, wie schon Amici fand, den Schluss der Spalte; legt man das Blatt in diesem Zustand in Wasser, so nehmen die Schliesszellen dieses zuerst auf und weichen auseinander, die Spalte öffnet sich in 5 Minuten aufs Aeusserste; dann aber nehmen auch die Epidermiszellen Wasser auf, und drücken die Schliesszellen wieder zusammen. H. v. Mohl folgert daraus, »bei der im natürlichen Zustand befindlichen Pflanze werden die Spaltöffnungen auf eine mittlere Weite geöffnet sein, wenn das Ausdehnungsvermögen der Porenzellen und der Epidermiszellen einander das Gleichgewicht halten. Bei diesem Zustand der Blätter muss sowohl die Einwirkung von Feuchtigkeit, als von Trockenheit eine Verengerung der Spalte hervorrufen, indem die erstere das Ausdehnungsvermögen der Porenzellen schwächt, somit beide in gleichem Sinne das Gleichgewicht stören, und den Epidermiszellen ein relatives Uebergewicht verschaffen.« Umgekehrt wird aber nach Mohl auch den Schliesszellen das Uebergewicht verschafft durch den Einfluss des Lichts. Wenn Morgens sich die Spalten der Blätter von Amaryllis formosissima geöffnet haben, so zeigen die Epidermiszellen ein überwiegendes Einsaugungsvermögen unter Wasser und pressen die Schliesszellen zusammen. Nach sechsstündiger Einwirkung der Julisonne dagegen blieben die Spalten auch unter



Wasser gebracht offen, und sie behielten ihre Oeffnung, gleichgiltig ob die Blattfläche sich bei der Insolation unter Wasser, in feuchter oder trockener Luft befand. Das Offenbleiben unter Wasser dauert um so länger, je länger die Wirkung der Beleuchtung gedauert hatte. Morgens 9 Uhr fand er an frisch abgeschnittenen Blättern von Zea Mais sämmtliche Spalten geschlossen; von 10 Uhr ab der Sonne ausgesetzt, waren um 2 Uhr alle Spalten auf $^1/_{400}$ Linie geöffnet, schlossen sich aber rasch, wenn ein Blattabschnitt unter Wasser gelegt wurde. Nach 2 Stunden weiterer Besonnung war zwar die Spalte nicht erweitert, sie blieb aber unter Wasser gebracht $^1/_2$ Stunde lang offen, selbst nach $^3/_4$ Stunden waren noch viele offen. — Bei Lilium Martagon und bulbiferum, wo sich die Spalten unter Wasser nur wenig öffnen, wird durch Insolation die Oeffnung unter Wasser erweitert; am Morgen in Wasser liegend ist die Spalte auf $^1/_{832}$ Linien geöffnet, bis 4 Uhr Nachm. unter Wasser von der Sonne getroffen, auf $^1/_{377}$—$^1/_{280}$ Linie erweitert. — H. v. Mohl nimmt an, es werde durch die Insolation in den chlorophyllhaltigen Porenzellen eine grössere Menge endosmotisch wirksamer Stoffe angehäuft, so dass sie alsdann energischer wirken, als die chlorophyllfreien Epidermiszellen; bei der Wasseraufnahme vermöge der Endosmose müssen die Schliesszellen ihre Gestalt ändern, weil ihre Wandung an verschiedenen Stellen verschieden dick und nachgiebig ist; indessen lässt sich dieser Theorie die andere Annahme entgegenstellen, wonach die Endosmose selbst von den hier wirksamen Vorgängen ganz ausgeschlossen wird und man allein auf die Imbibitionsthätigkeit der Zellhaut und die daraus entspringenden Volumenänderungen derselben Rücksicht nimmt. Für beide Annahmen fehlt es an entscheidenden Beweisen.

Um nun die Beobachtungen Unger's mit denen Mohl's in Uebereinstimmung zu bringen, genügt es, sich die verschiedenen möglichen Fälle, welche eintreten können, wenn man die Blätter von Landpflanzen unter Wasser taucht, klar zu machen. Die untergetauchte, mit Spaltöffnungen versehene Blattfläche wird entweder vom Wasser nicht benetzt, oder sie wird benetzt; im ersten Fall ist sie mit einer Luftschicht bedeckt und ihre Spaltöffnungen werden unter einem gewissen Drucke Luft ausströmen lassen; bei längerem Untergetauchtsein kann aber die Luftschicht der Blattfläche vom Wasser absorbirt, die letztere benetzt werden und in diesem zweiten Stadium werden sich die Spaltöffnungen so verhalten, wie wenn das Blatt gleich anfangs benetzt worden wäre; es können nämlich zwei Fälle eintreten: entweder die Spaltöffnungen werden durch Aufnahme von Wasser nach der von Mohl gegebenen Darstellung zusammengedrückt und geschlossen und es ist alsdann unmöglich, Luftströme durch sie hinauszupressen, oder aber, die Spaltöffnungen der benetzten Blattfläche klaffen, wie es nach Mohl bei den Orchideen geschieht und in diesem Falle wird dennoch unter den bisher angewandten Druckkräften keine Luft aus ihnen hinaus zu pressen sein, aus dem unter § 71 *α* angegebenen Grunde: die klaffenden Spaltöffnungen werden nämlich durch das an den Schliesszellen adhärirende Wasser ebenso verschlossen, wie das capillare Glasrohr Fig. 29.

Unger[1]) wendete eine Zusammenstellung ähnlich wie in Fig. 34 an; ein hohles Blatt (hier von Allium Cepa) oder ein hohler Blattstiel oder Stammtheil wird auf die Oeffnung des kürzeren Schenkels des ziemlich geräumigen Glasrohrs *g* luftdicht aufgebunden und die Vorrichtung in der dargestellten Weise unter Wasser getaucht. Sodann giesst man schnell so viel Quecksilber in den langen Schenkel, dass es eine Druckhöhe von 15—20 Ctm. erreicht. Die im kurzen Schenkel enthaltene Luft wird zunächst in den Hohlraum des Pflanzentheils, aus diesem in die Intercellularräume und endlich durch die Spaltöffnungen, wenn diese nicht geschlossen oder mit capillarem Wasser verstopft sind, hinausgepresst. Befand sich an Stelle von *B* ein Blatt von Allium fistulosum, Nymphaea alba, ein belaubter Stengel von Hippuris vulgaris, Equisetum limosum, Lysimachia thyrsiflora, Menianthes trifoliata, Gratiola officinalis u. s. w., so traten Luftblasen aus den Flächenstücken hervor, welche Spaltöffnungen besitzen. — Wer aber dergleichen Versuche noch nicht selbst gemacht hat, könnte glauben, es treten Tausende kleiner Bläschen aus, entsprechend der grossen Zahl von Spalt-

1) Unger: Sitzungsber. d. kais. Akad. der Wiss. 1857. XXV. p. 459 ff.

öffnungen; das geschieht aber nicht; vielmehr lösen sich von der silberglänzenden Blattfläche nur an verschiedenen Stellen ziemlich dicke Blasen ab und steigen auf; offenbar gehört nicht jede Blase einer Spaltöffnung an, sondern die aus letzteren austretende Luft tritt zunächst in die die Blattfläche überziehende Luftschicht über, aus der sich dann erst stellenweise grössere Blasen ablösen. — Lässt man nun nach Unger die Anordnung Fig. 34 einen bis 4 Tage stehen, so genügt alsdann eine Quecksilberdruckhöhe von 15—20 Ctm. nicht mehr um Luft durch die Spaltöffnungen derselben Pflanzen, wo sie vorher selbst bei 5—6 Ctm. Druck austrat, hindurchzutreiben[1]). Unger schiebt dies ausschliesslich (p. 464) auf die Schliessung der Spaltöffnungen durch Wasseraufnahme der oberflächlichen Zellen; dies kann nach obigem der Fall sein, ebenso möglich ist es aber, dass ausserdem das die Blätter nun berührende Wasser die noch offenen Spaltöffnungen capillar verstopft. — Als Unger nun die Blätter von Orchis maculata und Gymnadenia conopsea an Stelle von *B* Fig. 34 brachte, zeigte sich, dass weder anfangs noch 8—36 Stunden später Luft durch die Spaltöffnungen auszutreiben war; ebenso verhielt sich Lilium Martagon und candidum, sämmtlich Pflanzen, deren Spaltöffnungen nach H. v. Mohl sich in Berührung mit Wasser öffnen. Nach Unger's Folgerung hätte hier Luft austreten müssen und er findet den entgegengesetzten Erfolg den Angaben Mohl's widersprechend; die Sache kann aber bis auf Weiteres hinreichend durch die capillare Verstopfung der Spaltöffnungen erklärt werden, die selbst an einem Glasrohre einem Quecksilberdruck von 16 Ctm. das Gleichgewicht hält und bei so überaus feinen Oeffnungen, wie es die Spalten der Blätter sind, wird die capillare Verstopfung noch kräftiger wirken; es genügt, dass die den Vorhof der Spalte bildenden Wandstücke der Schliesszellen sich benetzen und so vor der Oeffnung eine krumme Wasserfläche herstellen (die hierher gehörigen Sätze der Theorie der Capillarität sind bei Wüllner: Lehrbuch der Experimentalphysik 1863. I. 215—226 und bei Jamin: Comptes rendus 1860. L. 172, 311 behandelt).

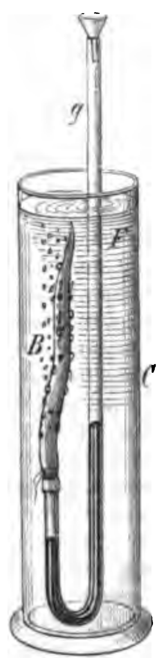


Fig. 34.

Ein sehr einfacher Versuch, der sich ohne allen Apparat anstellen lässt, beweist ebenfalls, dass die unter Wasser befindlichen Spaltöffnungen nicht geschlossen zu sein brauchen, wenn sie auch der von innen herdrängenden Luft den Austritt nicht gestatten, dass vielmehr die capillare Verstopfung der Spalten diese Wirkung üben kann. Nimmt man den Querschnitt des Blattstiels in den Mund und legt die Lippen fest um den Stiel, während man die Lamina unter Wasser hält, so kann man bei Arum maculatum, Primula sinensis, Tanacetum vulgare, Rumex sapientium u. a. a. auch bei heftigem Blasen (was bei mir einem Quecksilberdruck von 8—10 Ctm. Höhe gleichkommt) keine Luft aus den Spaltöffnungen hervortreiben; man könnte also glauben, die Spalten seien durch Zusammenpressung der beiden Schliesszellen festgeschlossen; dem ist aber nicht so; denn lässt man das Blatt in der angegebenen Lage und s a u g t man heftig an dem Stielquerschnitt (was bei mir dem Zug einer Quecksilbersäule von 25—31 Ctm. Höhe gleichkommt), so injicirt sich die Lamina sehr schnell, das Wasser dringt, wie man sogleich an der Färbung erkennt, in die Intercellularen ein, was offenbar durch die Spaltöffnungen geschieht; diese sind also unter Wasser factisch nicht geschlossen und sie könnten also ebenso gut Luft wie Wasser durchtreten lassen; dass sie ersteres nicht thun, kann demnach nicht durch den Schluss der Spalte, sondern durch deren Verstopfung mit capillar festgehaltenem Wasser erklärt werden; die Spaltöffnungen verhal-

1) Bei Amaryllis aulica und Iris pallida liessen die Spalten der mit L u f t ü b e r z o g e n e n untergetauchten Blätter die Luft hindurchtreten, so lange noch irgend ein Drnck stattfand; und dies geschah selbst noch nach 36stündigem Verweilen unter Wasser; wurde aber die umhüllende Luftschicht stellenweise abgewischt, das Blatt also benetzt, so trat an diesen Stellen keine Blase mehr hervor; die Spalten hatten sich alsdann geschlossen und verstopft.

ten sich wie die capillare untergetauchte Oeffnung S des Glasrohrs in Fig. 29, welche mit Wasser verstopft selbst einem Druck von 16 Ctm. Quecksilber widersteht, wenn man aber am langen Schenkel saugt, so tritt das Wasser durch die capillare Oeffnung hinab ins Rohr, was das Verhalten des Blattes vollkommen versinnlicht. Eine weitere Beleuchtung des hier besprochenen Verhaltens der Spaltöffnungen liefern einige Versuche Dutrochet's. Er legte[1]) ein Blatt von Nymphaea lutea mit der Lamina so unter Wasser, dass der Stiel über dasselbe herausragte, und brachte das Ganze unter den Recipienten der Luftpumpe; bei der Evacuation trat aus den Spaltöffnungen keine Luft (sie entwich durch den Stiel), als er nach $\frac{1}{4}$ Stunde den Atmosphärendruck wirken liess, behielt die Lamina ihre Farbe, d. h. sie injicirte sich nicht mit Wasser, die Luft drang offenbar durch die Luftwege des Stiels in alle Intercellularen wieder ein. Als er aber das Blatt sammt dem Stielquerschnitt untertauchte, traten bei der Entleerung des Recipienten aus den Spaltöffnungen keine Luftblasen, wohl aber entwichen sie aus dem Stielquerschnitt; als er nach einigen Minuten den Atmosphärendruck wieder zuliess, drang das Wasser durch den untergetauchten Querschnitt in die Intercellularräume, in die es sich vom Stiel aus verbreitete, wie man an der Farbenänderung sah. Dieses Resultat weist darauf hin, dass die Spaltöffnungen dieses Blattes unter Wasser sich so verengen, dass sie dem Eindringen desselben einen grossen Widerstand entgegensetzen, sonst hätte das Wasser im letzten Experiment auch durch diese, wenn auch langsamer als durch den Stiel eindringen müssen. Aehnlich verhält sich nach Dutrochet das Blatt von Camellia japonica; dagegen fand er bei Ilex Aquifolium und Prunus Laurocerasus, dass nach dem Auspumpen des Recipienten bei Zutritt des Luftdruckes das Wasser durch die Spaltöffnungen der untergetauchten Laminae überall eindringt, sich nicht vom Stiel aus in die Intercellularen verbreitet; demnach sind auch hier die Spalten unter Wasser nicht vollkommen geschlossen.

Endlich beweist ein Versuch von Unger, dass die Spaltöffnungen eines mit Wasser injicirten Blattes von Allium fistulosum noch für Wasser durchdringbar sind. Das geschlossene mehre Zoll lange Ende eines solchen Blattschlauches band er über die untere Oeffnung eines hängenden Glasrohrs, in welches er 8 Fuss hoch Wasser füllte; das Wasser wurde durch die Zwischenzellräume zu den Spaltöffnungen hinausgepresst; jedoch nur langsam; in 24 Stunden erhielt er nur 7 CC. Wasser. Als er aber denselben Versuch mit einen vorher unter der Luftpumpe injicirten Blatte machte, erhielt er in 24 Stunden 30 CC. Wasser, also das Vierfache. (Unger nimmt an, der Widerstand im ersten Falle rühre allein von der Adhäsion der Luft an den Wänden der Intercellularräume her; es ist anzunehmen, dass sich hier ein ähnliches Verhalten einstellt, wie in dem mit engen und weiten Stellen versehenen Capillarrohr Jamin's, wo ein grosser Druck noch nicht hinreicht Luft hindurchzupressen, wenn die engen Stellen mit Wasser, die weiten mit Luft gefüllt sind, wo aber leicht ein Wasserstrom durchzutreiben ist, wenn das ganze Rohr ununterbrochen mit Wasser erfüllt ist; mit einem solchen Rohre können die Intercellulargänge verglichen werden, da bei Ungers erstem Versuch sich wahrscheinlich die Intercellularräume nur zum Theil mit Wasser füllten, und ausserdem noch Luftblasen mögen enthalten haben).

§ 74. Die Intercellularräume des Parenchyms, welche in der ganzen Pflanze communiciren und wo grössere Binnenräume vorhanden sind, diese mit den Spaltöffnungen verbinden, sind bei den echten Landpflanzen zwar nicht immer, aber doch in der Mehrzahl der Fälle überaus enge Canäle, die schon vermöge ihres sehr geringen Durchmessers eine nur sehr wenig fördernde Massenbewegung der durch sie hindurchströmenden Luft gestatten können; selbst bedeutende Druckunterschiede zwischen Binnenluft und Atmosphäre werden daher

1) Dutrochet, Mém. I. 334.

nur langsam sich ausgleichen können. Dazu kommt noch die sehr unregelmässige Form dieser Capillaren, die sich bald erweitern bald verengen, also der durchströmenden Luft eine starke Reibung bieten. Daher wird die Luft der Binnenräume, welche durch den chemischen Process der Gewebe und durch Diffusion beständige Aenderungen ihres Drucks und ihrer chemischen Zusammensetzung erleidet, diese Unterschiede nur nach längerer Zeit mit der umgebenden Luft ausgleichen können und man muss erwarten, trotz der offenen Communication für gewöhnlich die Binnenluft nach Druck und Zusammensetzung von der äusseren verschieden zu finden, was auch durch alle zuverlässigen Beobachter bestätigt wird.

Ausser dem chemischen Process in den Zellen, wodurch zumal der Sauerstoff und die Kohlensäure der Binnenluft namhafte Schwankungen erleiden, welche dahin wirken, bald nach aussen bald nach innen gerichtete Gasströme in den capillaren Zwischenzellräumen zu erzeugen, giebt es aber noch andere Ursachen, welche die Stagnation der Luft in den Hohlräumen der Pflanze stören, nämlich 1) die Schwankungen des äusseren Luftdruckes; 2) die Bewegungen der Stämme, Zweige, Blätter durch den Wind; bei den heftigen Biegungen dieser Organe werden die Gewebe bald hier bald dort zusammengedrückt oder ausgedehnt, die in ihnen enthaltene Luft hin und her und gewiss auch nach aussen getrieben und durch äussere theilweise ersetzt; 3) die Temperaturschwankungen; eine Abkühlung der Gewebe und der zwischen den Zellen enthaltenen Luft bewirkt Volumenverminderung der letztern und somit eine nach innen gerichtete Saugung, welche frische äussere Luft in die Binnenräume einführt; die Erwärmung des Pflanzenkörpers strebt umgekehrt dahin, die Binnenluft durch ihre Ausdehnung, durch die Intercellularen hinauszutreiben; 4) die Transpiration der Blätter und die Wasseraufnahme der Wurzel muss, da die Werthe derselben einander nicht immer decken, durch Entleerung und Füllung der Zellen die Intercellularräume erweitern und verengern und somit Ursache von Gasbewegungen werden. Wenn die Transpiration zumal bei holzreichen Pflanzen mehr Wasser aus der Pflanze fortschafft als die Wurzeln ersetzen können, so wird in die früher von Wasser erfüllten Räume Luft eintreten, es wird zunächst eine Verdünnung der inneren Luft und somit ein Uebergewicht des Drucks von aussen her erzeugt; umgekehrt wird in den wasserarmen Holzkörper durch den Wurzeldruck und durch die Imbibition der Zellwände Wasser mit grosser Kraft hineingetrieben, die vorhandene Luft wird, wie in dem an einen imbibirenden Körper angesetzten Manometer, zusammengedrückt; da die Hohlräume des Holzes mit den Intercellularen und Spaltöffnungen communiciren, so wird die Luft durch diese nach aussen zu entweichen suchen. Aber diese verschiedenen Druckschwankungen der inneren Luft werden sich nur sehr langsam ausgleichen können, da die Querschnitte der Intercellulargänge sowie die Austrittsöffnungen der Oberflächen (Spaltöffnungen) sehr klein sind.

Befestigt man einen belaubten Zweig oder den Stiel eines grossen Blattes luftdicht auf der oberen Oeffnung eines 3—5 Mill. weiten Glasrohrs, welches aufrechtstehend mit Luft gefüllt unten in Wasser oder Quecksilber taucht, so tritt in kurzer Zeit eine Hebung der Sperrflüssigkeit ein. Der die Luft des Rohrs berührende Querschnitt des Pflanzentheils saugt den Sauerstoff der ersteren auf und bewirkt so eine Verminderung des Gesammtdruckes im Rohr, welche ihrerseits auch in den Intercellularen und sonstigen Hohlräumen des Zweiges

oder Blattes sich geltend machen muss, da diese durch den Querschnitt mit dem Luftraume des Rohrs in offener Communication stehen. Da nun aber anderseits diese Binnenräume der Pflanze mit den Spaltöffnungen in Verbindung und diese offenbar geöffnet sind, so zeigt der genannte Verlauf des Versuchs, wie langsam und schwierig die Ausgleichung einer Druckdifferenz der Binnenluft und der umgebenden Atmosphäre vor sich geht; offenbar kann das Steigen der Sperrflüssigkeit nur daher rühren, dass die Aufsaugung des Gases aus dem Rohr schneller geschieht, als die so entstandene Druckdifferenz im Stande ist, sich durch die Spaltöffnungen und Intercellularen auszugleichen. — Hales[1], der diese Versuche zuerst machte, sah das Sperrwasser in dem Rohr, auf welches oben ein belaubter Apfelast luftdicht befestigt war, binnen drei Stunden um mehrere Zoll steigen. Ich machte denselben Versuch mit einem kleinen mit mehreren jungen Blättern versehenen Zweige von Aesculus Hippocastanum; das zu Absperrung des Rohrs benutzte Quecksilber stieg in 9 Stunden um 2 Ctm. Ein ebenso am Glasrohre befestigtes Kohlblatt hob das Quecksilber in 24 Stunden auf 3 Ctm., wobei das Blatt indessen stark welkte (seine Spaltöffnungen also möglicherweise geschlossen hatte).

Da die durch den chemischen Process in den Geweben bewirkte Veränderung des Luftgemenges der Binnenräume weder durch Diffusion noch durch Strömung mit der umgebenden Atmosphäre sich schnell ausgleichen kann, so erscheint es vollkommen begreiflich, dass die chemische Analyse der in den Binnenräumen der Pflanzen eingeschlossenen Luft namhafte Verschiedenheiten gegenüber der umspülenden Atmosphäre nachweist. In der Bestätigung dieser Thatsache stimmen die Angaben Gardner's[2], Saussure's, Dutrochet's[3], Bischoff's[4], Franz Schulze, Calvert und Ferrand's überein[5], wenn auch die verschiedenen Beobachter die Zusammensetzung der eingeschlossenen Luft sehr verschieden angeben, wass nach Maassgabe der hier obwaltenden Verhältnisse wohl kaum anders zu erwarten ist. Calvert und Ferrand[6] untersuchten die Luft in den Hülsen von Colutea arborescens; diese wurden sogleich, nachdem sie abgepflückt waren, unter Quecksilber ausgedrückt; in ähnlicher Weise wurde die Luft aus hohlen Stengeln gewonnen.

In den Hülsen von Colutea fanden sie die Luft immer kohlensäurereicher als die umgebende Atmosphäre, dies war besonders in der Nacht der Fall, wo selbst doppelt so viel Kohlensäure als am Tage sich finden konnte, während die innere Luft um so mehr Sauerstoff enthielt, je länger und intensiver das Licht gewirkt hatte; diese Verschiedenheit trat desto mehr hervor, je grüner die Hülsen waren, je mehr sie also Kohlensäure zersetzen konnten. Die beiden Verfasser weisen sehr richtig darauf hin, dass die sehr geringe Durchgängigkeit (permeabilité très limitée) der Carpelle die Ursache davon sei, dass die Sauerstoffmenge sich im Inneren in dem Maasse steigert, als die Kohlensäure zersetzt wird; die Hülse verhält sich wie ein geschlossenes Gefäss, in welchem der chemische Process verläuft. — Von den drei Tabellen der genannten Beobachter nehme ich hier beispielsweise die auf, welche die Zahlen für die Hülsen von mittlerem Alter liefert.

---

1) Statical essays. London 1731. I. p. 155.

2) Froriep's Notizen 1846. Bd. 38. Nr. 21.

3) Mém. I. 340.

4) Bei Rochleder: Chem. und Physiol. der Pfl. 1858. p. 113.

5) Die abweichende Angabe Knop's: »Die Luft im Inneren der Landpflanzen hat in jeder Höhe fast (!) dieselbe Zusammensetzung wie die sie aussen umgebende« (Landw. Vers.-Stationen I. p. 154) kann bei der Art ihrer Begründung auf eine ernste Widerlegung keinen Anspruch machen.

6) Comptes rendus 1843. T. 17. p. 955.

Luft in den Hülsen von Colutea arborescens von mittlerem Alter, nach Calvert und Ferrand.

Stunde der Beob.	Beleuchtung und Himmel.	Die Luft der Hülsen enthielt in Volumprocenten.		
		Sauerstoff.	Kohlensäure.	$O + CO_2$.
11	Nacht.	20,496	2,746	23,242
7	Morgen, bedeckt.	20,673	2,618	23,291
12	Mittag, bedeckt.	20,908	2,429	23,337
4	Nachmittag, bedeckt.	20,901	2,482	23,383
7	Morgen, sonnig.	21,086	1,903	23,989
12	Mittag, sonnig.	21,293	1,419	22,712
4	Nachmittag, sonnig.	21,176	1,438	22,614

Auch die Luft in hohlen Stengeln fanden sie, gegenüber der atmosphärischen sehr abweichend zusammengesetzt, auch hier war die Kohlensäuremenge Nachts grösser als am Tage, die Differenz aber nicht so merklich wie bei den Hülsen.

Die in den hohlen Stengeln eingeschlossene Luft enthielt:

Name der Pflanze.	Kohlensäure.		Sauerstoff.	
	Nachts.	Tags.	Nachts.	Tags.
Heracleum spondylium .	—	1,408	—	19,653
Angelica Archangelica .	2,581	1,766	20,364	19,784
Ricinus communis . .	3,078	2,721	18,656	16,876
Dahlia variabilis . . .	3,133	2,881	18,823	18,119
Arundo Donax	4,619	4,407	18,691	18,193
Leycesteria formosa . .	2,879	2,267	19,137	18,703
Sonchus vulgaris . . .	—	2,326	19,774	17,971

Nach F. Schulze [1]) ist die Differenz zwischen äusserer und innerer Luft noch viel grösser; in den Lufträumen der Grashalme, verschiedener Rumexstengel und derer von Angelica officinalis fand er fast reines Stickstoffgas, mit höchst unbedeutenden, stets unter 0,5 p. Ct. betragenden Antheilen von Kohlensäure. Waren die Stengel ganz unverletzt, so konnte er keine Spur von Sauerstoffgas darin entdecken.

1) F. Schulze: Lehrb. der Chem. f. Landwirthe 1853. I. p. 58.

IX.

Wirkungen des atmosphärischen Sauerstoffs.

Neunte Abhandlung.

Die Athmung der Pflanzen, Wärmebildung und Phosphorescenz.

a. Athmung.[1])

§ 75. Unentbehrlichkeit einer sauerstoffhaltigen Atmosphäre für die Unterhaltung der Lebensäusserungen der Zellen. Die chemischen Vorgänge und die molecularen Bewegungen, welche den Lebenslauf der Pflanzenzellen darstellen, vollziehen sich nur solange, als der unverbundene, freie Sauerstoff der Atmosphäre in diese eindringen kann. Wird den Zellen die Zufuhr dieses Gases abgeschnitten, oder auf ein ungenügendes Maass reducirt, so werden die das Wachsthum bewirkenden inneren Bewegungen sistirt, die Strömung des Protoplasmas hört auf, die periodischen Bewegungen von Laubblättern und Blüthentheilen stehen still, die durch Erschütterung reizbaren Organe verlieren ihre Empfindlichkeit. Wird, bei sonst günstigen Vegetationsbedingungen, die Sauerstoffzufuhr nur auf mehr oder minder kurze Zeit verhindert, so behalten die Zellen ihre Lebensfähigkeit, die inneren und äusseren Bewegungen können wiederkehren, sobald dem Sauerstoff der Zutritt wieder gestattet wird. Dauert dagegen die Unterbrechung der Lebenserscheinungen durch Sauerstoffmangel längere Zeit, so finden in den Zellen zerstörende Processe statt, welche die Lebensfähigkeit vernichten, und ein späterer Zutritt von Sauerstoff ruft jene specifisch dem Leben eigenthümlichen Bewegungen nicht wieder hervor. — Es sollen hier zunächst nur die Thatsachen angeführt werden, die ihren allgemeinen Ausdruck in den eben hingestellten Sätzen finden; die

---

1) Vorläufig sei bemerkt, dass ich »Athmung« ausschliesslich diejenigen in der lebenden Zelle stattfindenden chemischen Vorgänge nenne, welche durch den von aussen aufgenommenen atmosphärischen Sauerstoff bewirkt werden und gewöhnlich mit Abscheidung von Kohlensäure nach aussen hin verbunden sind. Die Begründung dieser Anschauungsweise s. § 78.

physiologische Begründung derselben, die Beantwortung der Frage, wie die beständige Sauerstoffaufnahme jene inneren und äusseren Arbeitsleistungen der Zellen veranlassen könne, soll am Schluss dieses Abschnittes, wenn auch nur andeutungsweise versucht werden.

α. Von den periodisch beweglichen und sogen. reizbaren Organen zeigte Dutrochet zuerst[1]), dass die in ihren Geweben diffundirte sauerstoffhaltige Luft eine Bedingung ihrer Beweglichkeit sei. Auf die empfindlichen Blätter einer unter dem Recipienten der Luftpumpe stehenden Mimose wirkt die Evacuation anfangs wie eine mechanische Erschütterung, nach hergestellter Verdünnung der Luft aber nehmen sie eine dauernde starre Stellung ein, welche mit der Tagstellung, wahrscheinlich noch mehr mit der der Dunkelstarre übereinstimmt; die periodischen Schwingungen unterbleiben, für Erschütterung sind sie unempfindlich; diese Thatsache wurde neuerer Zeit von Kabsch bestätigt[2]). Die Empfindlichkeit und periodische Bewegung kehrt aber wieder, wenn die Pflanze später der Luft wieder ausgesetzt wird. Dutrochet fand ferner, dass die Blättchen von Robinia Pseudo-Acacia, welche in lufthaltigem Wasser ihre periodischen Bewegungen fortsetzen, in luftfreiem ihre Beweglichkeit verlieren [indem sie die scheinbare Tagstellung, wohl der Dunkelstarre entsprechend, annehmen[3])]; die periodisch beweglichen Blüthen von Leontodon Taraxacum und Sonchus oleraceus wurden im Vacuum bei Dutrochet (a. a. O. p. 471) unbeweglich. Nach Kabsch werden die für Erschütterung reizbaren Staubfäden von Mahonia und Berberis bei einer Verminderung der Dichte der sie umgebenden Luft auf 20 — 24 Millim. Quecksilberdruck starr, sie hören auf reizbar zu sein, nachdem sie während der Evacuation eine Bewegung wie nach einer Erschütterung ausgeführt und dann ihre Ruhelage wieder eingenommen haben. Dasselbe geschah bei den Staubfäden von Helianthemum vulgare, wenn die Luft auf 5 — 10 Linien-Quecksilberdruck verdünnt wurde. Auch in diesen Fällen erhielten die Organe, wenn sie später dem Einfluss der dichteren Luft wieder ausgesetzt wurden, ihre Beweglichkeit wieder. Vielleicht noch schlagender wird die Unentbehrlichkeit der sauerstoffhaltigen Luft für die Lebensäusserungen derartiger Organe durch ihre Unbeweglichkeit in sauerstofffreien indifferenten Gasen dargethan. Ich übergehe dabei die Versuche mit Kohlensäure, Ammoniakgas, da eine unmittelbar schädliche Wirkung derselben theils gewiss, theils wenigstens nicht ausgeschlossen ist. Kabsch (a. a. O. p. 347) fand, dass die Staubfäden von Berberis im Stickgase ihre Reizbarkeit sehr bald verlieren, sie erhalten dieselbe aber wieder, wenn sie nach 10 — 15 Minuten der Atmosphäre wieder ausgesetzt werden, bei längerem Verweilen im Stickgas verloren sie aber die Reizbarkeit für immer[4]). Wenn die atmosphärische Luft zur Hälfte ihres Volums mit Wasserstoff gemengt wurde, erlitt die Reizbarkeit der darin befindlichen Staubfäden von Berberis keine Verminderung; reines Wasserstoffgas bewirkte

1) Dutrochet, Mém. I, 562.

2) Kabsch, Bot. Ztg. 1862, p. 342 ff.; dieser gibt an, dass die durch Luftentziehung erstarrten Blätter von Mimosa pudica noch durch Inductionsschläge reizbar sind.

3) Vergl. J. Sachs: »Die vorübergehenden Starrezustände periodisch beweglicher und reizbarer Pflanzenorgane« in Flora 1863.

4) Die Beimengung eines positiv schädlichen Gases scheint bei Kabsch's Versuchen nicht ausgeschlossen; dasselbe gilt für sein Kohlenoxydgas.



schon nach 10—15 Minuten Unempfindlichkeit gegen Reize, die durch Berührung mit atmosphärischer Luft wieder aufgehoben werden konnte. Verweilten die Zweige aber längere Zeit in dem Wasserstoffgase, so wurden die reizbaren Staubfäden getödtet, obgleich die Laubblätter und Knospen unbeschädigt blieben. Im Stickoxydulgas behielten die Staubfäden nach Kabsch ihre Reizbarkeit, was noch weiter zu prüfen wäre[1]). Wichtiger ist seine Angabe, dass die Reizbarkeit der Berberisstaubfäden auch in reinem Sauerstoffgas nach einer halben Stunde verschwindet, um dann bei Zutritt der atmosphärischen Luft wiederzukehren; ein mehrstündiger Aufenthalt in diesem Gase tödtet sie aber. Wenn demnach die Versuche in Stick- und Wasserstoffgas zeigen, dass der Mangel an Sauerstoff die Reizbarkeit zeitweilig oder ganz aufhebt, so zeigt diese letzte Angabe, wenn sie sich bestätigt, dass eine zu starke Einwirkung des Sauerstoffes, der hier nicht durch den indifferenten Stickstoff verdünnt war, ebenfalls schädlich wirkt. Man wird gewiss annehmen dürfen, dass die Einwirkung des Sauerstoffs auf die Unterhaltung des normalen Lebenszustandes sich in gewissen Grenzen halten muss, die Grösse seiner Wirkung wird aber u. A. von seiner Dichte abhängen; bei zu grosser Verdünnung wird das Organ zu langsam das ihm nöthige Quantum aufnehmen, bei zu grosser Dichte wird die oxydirende Wirkung zu heftig sein. Dass auf den Erfolg derartiger Versuche auch die Temperatur grossen Einfluss nehmen mag, lässt sich vermuthen, wenn auch noch keine Angaben darüber vorliegen[2]).

β. Ueber die Unentbehrlichkeit einer sauerstoffhaltigen Atmosphäre zur Erhaltung der Protoplasmaströmungen liegen gegenwärtig nur die Angaben Kühne's[3]) über das nackte Protoplasma der Myxomyceten und über das mit einer Zellstoffhaut umgebene der Filamenthaare von Tradescantia vor. Brachte er das eingetrocknete Plasmodium von Didymium Serpula in ein Glaskölbchen, welches mit ausgekochtem, luftfreiem Wasser gefüllt, umgekehrt in Quecksilber gestellt wurde, so stieg das Präparat bis zum Boden des Glases empor, wo es mit dem Mikroskop beobachtet werden konnte. Trotz eingetretener Durchtränkung mit Wasser blieb seine Form unverändert; liess er aber einige kleine Luftblasen zu ihm emporsteigen, so begann das Protoplasma nach fünf Stunden sich zu verzweigen und auszubreiten. Nimmt man nicht ausgekochtes, also lufthaltiges Wasser, so erfolgt die Bewegung trotz des Quecksilberabschlusses von selbst. Wenn er das Myxomycetenprotoplasma in einem mit Wasserdampf gesättigten Recipienten auf dem Objectträger liegen liess und durch einen mehrere Stunden lang andauernden Strom von Wasserstoffgas die Luft austrieb, wurde die Bewegung ebenfalls verhindert; bei Einleitung von Kohlensäure trat diess weit rascher ein, wahrscheinlich, weil diese nicht bloss als Verdränger der Luft, sondern an sich selbst chemisch beschädigend wirkt; die in Wasserstoffgas unbeweglich bleibenden Didymien beginnen dann in Luft

---

1) Es wäre wohl nicht unmöglich, dass das Stickoxydul den Sauerstoff selbst bis zu einem gewissen Grade bei der Athmung der Pflanze ersetzen könnte?

2) Auf eine Widerlegung der höchst unklaren Theorie, welche Kabsch, gestützt auf seine oben citirten Versuche u. A. über die Ursache der Beweglichkeit verschiedener Pflanzentheile zu entwickeln suchte, brauchen wir uns hier nicht einzulassen; man vergl. § 78 und unsere Abhandlung »Gewebespannung«.

3) Kühne: Untersuch. über das Protoplasma. Leipzig 1864, p. 88—108.

nach wenigen Stunden sich zu entwickeln. War die Bewegung des Protoplasmas schon vor dem Versuch vorhanden, so konnte sie auf die angegebene Weise ebenfalls gehemmt werden, sie trat auch dann bei Luftzutritt und zwar nach kaum einer Minute wieder hervor. — In den Haaren der Tradescantiastaubfäden stand die Bewegung still, wenn sie äusserlich von Oel eingehüllt wurden, welches den Luftzutritt hinderte, sie trat aber wieder ein, wenn das Oel bald genug entfernt und die Zellhaut von lufthaltigem Wasser berührt wurde. Nach mehrstündigem Einleiten von Wasserstoffgas in den mit Wasser gesperrten Recipienten fand er das Protoplasma der darin befindlichen Haare ebenfalls in Ruhe, aus welcher es durch Luftzutritt in 2—5 Minuten wieder in Bewegung überging.

γ. Dass die chemischen Processe und molecularen Bewegungen, welche das Wachsthum der Zellen, Gewebe und Organe bewirken, nur dann stattfinden, wenn atmosphärischer Sauerstoff dieselben umgiebt und in ihrem Innern sich durch Diffusion verbreitet, wurde zuerst durch die Untersuchungen Th. de Saussure's mit der diesem genialen Experimentator eigenen Sicherheit und Umsicht dargethan [1]). Er zeigte, dass Pflanzen ohne grüne Organe überhaupt, und grüne Pflanzen ohne den Einfluss des Lichts zu Grunde gehen, wenn in ihrer Umgebung kein Sauerstoff sich befindet; dass dagegen grüne chlorophyllhaltige Pflanzen, wenn sie täglich hinreichend intensiv beleuchtet werden, in einer Atmosphäre von Stickgas, Wasserstoffgas, Kohlenoxydgas und selbst im Vacuum der Luftpumpe eine erheblich lange Zeit sich erhalten; »die mit grünen Theilen versehenen Pflanzen,« sagt er [2]), »scheinen nur darum in sauerstofffreien Medien vegetiren zu können, weil sie selbst dieses Gas darin verbreiten, wenn man es ihnen aber in dem Maasse wegnimmt, als sie es bereiten, so hält man ihre Entfaltung auf. Die Quantität Sauerstoff, welche einige Pflanzen erfordern, bloss um sich zu erhalten, lässt sich nicht schätzen.« Samen, welche sich zugleich mit luftfreiem Wasser unter einem mit Stickgas gefüllten Recipienten befinden, keimen nicht, und wenn sie schon angefangen hatten zu keimen, so hören sie auf und gehen durch Fäulniss zu zu Grunde; aus gleichen Samen entwickelte Pflanzen mit grünen Organen aber können eine Zeit lang darin fortwachsen [3]) (Erbsen, Lepidium sat., Polygonum amphibium); holzige Zweige von Populus nigra und Salix alba, deren Blattknospen eben aufbrechen wollten, konnten diess bei Zufuhr von Wasser im Stickgase nicht ausführen, mochten sie von der Sonne getroffen werden oder nicht; sie faulten nach 14 Tagen, während die in gemeiner Luft sich belaubten. Auch der auf Pflanzen unter Recipienten gebildete Schimmel hörte zu wachsen auf, wenn er in reines Stickgas gebracht wurde. Die Knospen von Rosen, Lilien und Nelken, welche eben im Begriffe waren, sich zur Blüthe zu entfalten, unterliessen diess, wenn sie in reines Stickgas gebracht wurden, und faulten.

Die Entwickelung von Sauerstoffgas aus grünen Organen, welche sich unter dem Einfluss des Lichts in reinem Stickgas, Wasserstoffgas u. s. w. befinden,

---

1) Saussure: Recherches chim. d. l. végét. 1804. Chap. VI.

2) Die deutsche Uebersetzung von Voigt (p. 197) kehrt hier wie an einigen anderen Stellen den Sinn des Originals geradezu um.

3) Wenn hier von Wachsen die Rede ist, so wird immer vorausgesetzt, dass es auf Kosten assimilirter Reservestoffe geschieht.



rührt, wie Saussure annimmt, von der Zersetzung der Kohlensäure her, welche sich in dem Gewebe der Pflanzen schon vor dem Einbringen derselben befand oder nachher noch bildete, zugleich wird aber wahrscheinlich Wasser zersetzt. Der so von der Pflanze selbst freigemachte Sauerstoff, der sich in dem Recipienten verbreitet, bildet einen wenn auch spärlichen Ersatz für die sonstige Atmosphäre; er wird von den nichtgrünen und grünen Organen z. Th. wieder eingesogen, zur Kohlensäurebildung etc. benutzt und durch Zersetzung wieder freigemacht. Hat sich die Pflanze auf jene Art ein bestimmtes zu ihrer Athmung dienendes Quantum Sauerstoff im Recipienten bereitet, so tritt, wie Saussure angiebt, weiter keine Vermehrung desselben ein, die Pflanze bilde alsdann in der Nacht gerade soviel Kohlensäure, als sie am Tage wieder zersetzt. Auf diese Art erhielten sich Pflanzen von Lythrum Salicaria, Inula dysenterica, Epilobium hirsutum, montanum und Polygonum Persicaria in einem mit Stickgas gefüllten Recipienten nicht nur sehr lange, sondern sie wuchsen darin sogar Monate lang fort, wenn sie täglich von Licht getroffen wurden. Ebenso vegetirten junge Erbsenpflanzen einen Monat lang, wobei sie selbstredend sehr kraftlos wurden, da eine productive Assimilation unmöglich war. Opuntia und Sedum Telephium, welche sich in einem Recipienten mit Luft sehr lange erhielten, lebten bei Sonnenlicht im Stickgase drei Wochen lang, im Schatten gingen sie in fünf bis sechs Tagen zu Grunde. — Wurde zu den Pflanzen von Polygonum und Lythrum, welche sich im Stickgas unter dem Recipienten befanden, noch Kalk oder Kali gebracht, so starben auch diese Pflanzen schnell ab, da ihnen auf solche Art die Möglichkeit genommen wurde, die nun absorbirte Kohlensäure wieder zu zersetzen und so ihren Sauerstoffbedarf sich selbst zu bereiten. (Der Gegenversuch, wobei der abgeschiedene Sauerstoff mit Eisenfeile und Schwefelblumen absorbirt wurde, erscheint mir nicht ganz vorwurfsfrei). — Aehnlich wie im Stickgase gestalteten sich die Vorgänge, wenn die Pflanzen sich im Kohlenoxydgas oder im Wasserstoffgas aufhielten. Im entleerten Recipienten der Luftpumpe konnten sich angekeimte Samen, Blatt- und Blüthenknospen nicht weiter entwickeln, sie waren wie gelähmt. Die chlorophyllhaltigen Theile dagegen konnten Wochen lang im Recipienten, der täglich ausgepumpt wurde, fortleben, selbst wachsen (Polygonum Persicaria u. a.); weil sie am Licht (welches hier nicht zu intensiv sein durfte) immer wieder Sauerstoff bildeten.

§ 76. Abscheidung von Kohlensäure bei der Athmung. Die aus lebenden Zellen bestehenden Gewebe und Organe, welche aus der sie umgebenden Luft Sauerstoff aufnehmen, scheiden dafür beständig mehr oder minder grosse Mengen von Kohlensäure aus, die nicht immer in einem bestimmten quantitativen Verhältniss zum aufgenommenen Sauerstoff stehen. Das Wesentliche dieses Vorgangs liegt in der Thatsache, dass der Kohlenstoff dieser ausgeschiedenen Kohlensäure von der Zersetzung assimilirter Pflanzenstoffe herrührt, dass also eine entsprechende Substanzverminderung der Pflanze dabei stattfindet; der Ursprung des Sauerstoffs der abgeschiedenen Kohlensäure kann in manchen Fällen auf den eingeathmeten Sauerstoff zurückgeführt werden, in anderen aber nicht, wenigstens nicht unmittelbar. — Im Allgemeinen ist die Kohlensäureausscheidung um so ausgiebiger, je energischer die Lebensthätigkeit der beobachteten Organe ist, wie bei Keimpflanzen und sich entfaltenden

Knospen, Geschlechtsorganen, überhaupt rasch wachsenden Theilen, und dem entsprechend steigt die Kohlensäurebildung mit zunehmender Temperatur[1]).

Bei chlorophyllhaltigen Pflanzen werden die experimentellen Ergebnisse getrübt, wenn die Einwirkung des Lichts gleichzeitig den entgegengesetzten Vorgang, die Aufnahme von Kohlensäure und Abscheidung von Sauerstoff bedingt, und diess um so mehr, als dieser Ernährungsvorgang unter ihm günstigen Verhältnissen bei weitem grössere Gasquantitäten in Anspruch nimmt, als der Athmungsprocess. — Vollkommen klar und ausnahmslos tritt dagegen die Kohlensäurebildung aus den lebenden Geweben bei allen nicht chlorophyllhaltigen Organen und Pflanzen hervor; so bei den Keimpflanzen, den sich entfaltenden Knospen, den Blüthen, Wurzeln, bei den Pilzen und chlorophyllfreien Schmarotzern und Nichtschmarotzern. Aber auch bei den chlorophyllhaltigen Geweben sind die Resultate einfach und bindend, solange sie dem Licht entzogen bleiben. Schwierigkeiten treten erst dann hervor, wenn es sich um die Frage handelt, ob diese am Licht Sauerstoff unter Kohlensäurezersetzung abscheiden, und gleichzeitig unter Sauerstoffaufnahme Kohlensäure bilden.

Ganz ausgeschlossen von den hier zu betrachtenden Vorgängen bleibt natürlich der Fall, dass möglicherweise die von der Pflanze ausgeschiedene Kohlensäure einfach von aussen in sie eingedrungen war; dieses Verhalten gehört einfach nicht hierher, da es mit der Athmung absolut nichts zu thun hat. Es ist aber nöthig darauf hinzuweisen, weil man in neuerer Zeit die Kohlensäurebildung in der Pflanze durch Athmung derselben ganz geleugnet hat unter der Annahme, die abgeschiedene Kohlensäure sei vorher einfach von der Pflanze aufgesogen worden. Das mag zuweilen geschehen, bei den hier zu Grunde gelegten Versuchen kann davon aber keine Rede sein.

Auch hier betrachten wir zunächst das Aeussere der Erscheinungen, ohne näher auf die inneren chemischen Vorgänge einzugehen.

Zu beachten ist ferner, dass die im Folgenden angeführten Zahlenangaben meist nur eine ungefähre Vorstellung von den quantitativen Verhältnissen des durch die Athmung bedingten Gasaustausches geben können. Um eine genaue für weitere Deductionen brauchbare Vorstellung dieser Vorgänge zu gewinnen, muss man bei den Untersuchungen den rein chemischen Vorgang von denjenigen Erscheinungen trennen, welche bloss durch Gasdiffusion und durch die Druckänderungen in den Versuch eingeführt werden. Die meisten Angaben so wie sie vorliegen, sind nur der rohe Ausdruck des Zusammenwirkens der chemischen Processe, Diffusionsvorgänge und Druckausgleichungen der Gase, die hier in Betracht kommen. Die so bewirkte Verwickelung des Resultats muss zumal in den Fällen sich geltend machen, wo man die Pflanzentheile in enge Recipienten einschloss und die Athmungsvorgänge nach den Volumenänderungen der limitirten Luftmenge beurtheilte, wobei jedesmal die chemische Zusammensetzung der die Pflanze umgebenden Luft so wie ihre Dichte sich wesentlich än-

1) Schon Th. de Saussure giebt an (Rech. chim. übers. v. Voigt p. 59), dass die Sauerstoffeinathmung von Cactusstücken in gegebener Zeit bei 20—25° R. grösser ist, als bei 10—15° R. Corenwinder (Comptes rendus 1863, LVII, 266) sagt, die Ausathmung von Kohlensäure wird mit sinkender Temperatur kleiner, bei 0° wird sie Null oder fast Null. Nach Garreau (Ann. des sc. nat. 1851, T. XV, 27 ff.) hört sie schon bei 5—8° C. auf.



dert, was auf den Fortgang des chemischen Processes der Athmung selbst wieder vom grössten Einfluss sein muss. Eine genauere Analyse der beobachteten Erscheinungen würde auch die Kenntniss des in der Pflanze selbst eingeschlossenen (z. Th. absorbirten) Gasgemenges vor und nach dem Versuch verlangen, worüber wenige Angaben vorliegen. Aus diesen Gründen lege ich auch wenig Werth auf die gelegentlich mitgetheilten Einsaugungen und Ausstossungen von Stickgas, die wahrscheinlich mit dem chemischen Process der Athmung gar nicht zusammenhängen, sondern durch Diffusion und Druckdifferenzen zwischen der in der Pflanze eingeschlossenen und der den Recipienten erfüllenden Luft sich werden erklären lassen. Den oben gemachten Anforderungen entsprechen nur einige der klassichen Untersuchungen Saussure's, zumal die über Opuntia.

α. Keimpflanzen. Die Sauerstoffaufnahme und Kohlensäurebildung ist bei keinem anderen Vegetationsvorgang so oft und von so vielen Beobachtern studirt worden, als bei der Keimung, dennoch ist es schwer, über die quantitativen Verhältnisse des aufgenommenen und abgeschiedenen Gases und die dabei mitwirkenden Umstände irgend einen Satz mit genügender Sicherheit hinzustellen.

1. Die Quantität der während der Keimung entwickelten Kohlensäure variirt nach der Natur der Samen (Saussure, Oudemans und Rauwenhoff), sie ist während verschiedener Keimungsstadien verschieden (Oudemans und Rauwenhoff, Fleury), am Anfang der Keimung gering nimmt sie in den ersten Tagen beständig zu (Fleury). Nach Oudemans und Rauwenhoff soll, bei sonst gleichen Verhältnissen, die Kohlensäurebildung solcher Keimpflanzen, die ihre Cotyledonen über die Erde emporheben, am ausgiebigsten sein. Bei gleichartigen Samen würde nach einem Versuch Saussure's die erzeugte Kohlensäuremenge dem Gewicht der Samen proportional sein[1]); vier grosse Buffbohnen, deren Gewicht soviel wie das von 23 kleinen betrug, verbrauchten ebensoviel Sauerstoff wie diese, wobei nach Saussure die ausgehauchte Kohlensäure dem Volumen des aufgenommenen Sauerstoffs gleich ist. Da die Entwickelungsgeschwindigkeit der Keime mit der Temperatur sich ändert, so wird wahrscheinlich auch das in der Zeiteinheit bei verschiedenen Temperaturen aus gleichartigen Keimpflanzen producirte Kohlensäurequantum sich ändern, Beobachtungen liegen darüber aber nicht vor. Nach Saussure ist endlich die Quantität der gebildeten Kohlensäure unter sonst gleichen Umständen weit grösser, wenn die Keimung in reinem Sauerstoff vor sich geht, woraus zu folgern wäre, dass mit zunehmender Dichte des letzteren die oxydirende Wirkung im Samen sich steigert.

2. Die Quantität des aufgenommenen Sauerstoffs variirt für verschiedene Samenarten und Keimungszustände derselben, sie ist anfangs grösser als später (Oudemans und Rauwenhoff).

3. Es existirt keine einfache Beziehung zwischen der Quantität der ausgehauchten Kohlensäure (in geschlossenen Gefässen) und der des aufgenommenen Sauerstoffs; anfangs wird mehr Sauerstoff aufgenommen als Kohlensäure ausgehaucht, später kehrt sich diess um (Oudemans und Rauwenhoff). Saussure war

1) Diese Angabe Saussure's bedarf der Prüfung; sie ist unwahrscheinlich, weil hier die todten Samenhüllen einerseits mit in die Gewichtsbestimmung des Samens eingehen, während sie bei der Kohlensäurebildung gewiss in anderem Verhältniss sich betheiligen, als die lebende Keimsubstanz selbst.



durch seine ersten Untersuchungen zu dem Resultat gekommen, dass keimende Samen immer ein Kohlensäurevolumen ausgeben, welches dem aufgenommenen Sauerstoffvolumen gleich ist; wäre diese Angabe richtig, so müsste man schliessen, dass der eingeathmete Sauerstoff ausschliesslich zur Verbrennung eines Theiles des Kohlenstoffes der Pflanzensubstanz diene. Indessen hat schon Saussure selbst seine frühere Angabe modificirt, indem er später zeigte, dass fettreiche Samen ein grösseres Volumen Sauerstoff aufnehmen als das der ausgehauchten Kohlensäure beträgt, dass sie also einen Theil des eingeathmeten Sauerstoffs noch zu anderen Zwecken als zur Verbrennung von Kohlenstoff benutzen. Aus der neuesten Arbeit über diesen Gegenstand, von Fleury, geht hervor, dass die fettreichen Samen bei der Keimung Sauerstoff in ihre organische Substanz aufnehmen.

4. Die früher von Boussingault aus der Vergleichung der Elementaranalyse ungekeimter und gekeimter Samen gezogene Folgerung, dass bei der Keimung Kohlenoxyd entwickelt werde, hat er durch seine neueren Analysen selbst berichtigt und Oudemans und Rauwenhoff zeigten, dass sowohl fetthaltige wie stärkehaltige Samen nur Kohlensäure als gasförmige Substanz entwickeln (die von ihnen angegebene Ammoniakbildung bei keimenden Erbsen mag einstweilen auf sich beruhen); sie negiren das Austreten von Kohlenwasserstoffen und die Angaben Fleury's über deren Erscheinen sind von sehr zweifelhaftem Werth, da die Samen, welche das analysirte Gas lieferten, z. Th. faulten.

Die vorstehenden Angaben sind folgenden Arbeiten entlehnt: Th. de Saussure (Recherches chim. s. l. végét. § 2); er liess die Samen unter mit Quecksilber gesperrten mit atmosphärischer Luft gefüllten Glasglocken keimen, in welche er nur soviel Wasser brachte, als zur Keimung nöthig war, um die Absorption der Kohlensäure durch das Wasser auf ein Minimum zu reduciren; er experimentirte mit Erbsen, Buffbohnen, Phaseolus, Gerste, Roggen, Lactuca, Portulack und Lepidium sativum; die spätere Arbeit Saussure's ist jedenfalls die vorzüglichere; einem Referat über dieselbe in Froriep's Notizen 1842, Bd. XXIV, Nr. 16 entnehme ich Folgendes: Er liess ein Gramm Samen 24 Stunden lang in Wasser ohne Luftzutritt quellen, klebte sie dann innen an die feuchte Wand einer Retortenkugel, welche 250 CC. Luft enthielt und deren Hals in Quecksilber tauchte; die Resultate waren folgende:

Hanf trieb in 43 Stunden (bei 22° C.) 16 Mill. lange Wurzeln:
nahm auf Sauerstoff . . . 19,7 CC.
hauchte aus Kohlensäure 13,26 CC.

Raps trieb in 42 Stunden (bei 21,5° C.) 10 Mill. lange Wurzeln:
nahm auf Sauerstoff . . . 31,4 CC. und Stickstoff . . . 0,73 CC.
hauchte aus Kohlensäure 24,39 CC.

Madia trieb in 72 Stunden (bei 13° C.) 10 Mill. lange Wurzeln:
nahm auf Sauerstoff . . . 15,83 CC.
hauchte aus Kohlensäure 11,94 CC.

Die grösste Volumenverminderung, welche Weizen, Roggen, Erbsen, Bohnen, Lupinen bewirkten, betrug nicht die Hälfte von der der Oelsamen. — Die Arbeit von Oudemans und Rauwenhoff ist mir ebenfalls nur aus einem Referat bekannt, welches A. Gris davon in seinen Recherches anatomiques et physiol. (Ann. des sc. nat. 1864) giebt, das Original findet sich nach seinem Citat: Linnaea XIV, 2. Liefr. 1859. p. 213—232. — Garreau (Ann. des sc. nat. 1851. T. XVI. p. 271 ff.) säete Samen in feinen Sand, befeuchtete mit Regenwasser, entfernte nach der Keimung die Samenschalen und brachte die Glaskapseln mit den darin enthaltenen Pflanzen unter einen Recipienten, wo die ausgehauchte Kohlensäure durch Kali absorbirt wurde; Temperatur 16° C.

Pflanzen.	Gewicht der Pflanzen. frisch.	trocken.	in 24 Stunden gebildete CO_2.	Die Pflanzen kamen in den Recipienten
Lactuca sativa . . .	5,4 Gramm.	0,40 Gramm.	33 CC.	nach 3 Tagen
Valerianella olitoria .	4,0 »	0,20 »	25 CC.	nach 4 Tagen
Papaver somniferum	5,8 »	0,45 »	55 CC.	nach 3 Tagen
Sinapis nigra	8,5 »	0,55 »	32 CC.	»
Lepidium sativum. .	2,5 »	0,25 »	12 CC.	»

Die neueren Arbeiten Boussingault's (Comptes rendus 1864, T. 58, p. 883) sind z. Th. schon in unserer ersten Abhandlung ausführlich mitgetheilt, und sollen noch unten weiter erwähnt werden, ebenso seine älteren Angaben in Economie rurale 1851. I. — Fleury (Ann. de Chim. et de Physiol. 1865 Janvier, T. V, p. 38) verwendete einen sehr complicirten Apparat, den in einfacherer Form, wenn auch auf demselben Princip beruhend, unsere folgende Fig. 35 einigermassen veranschaulichen kann. Fleury hat nur eine Reihe quantitativer Bestimmungen der zu verschiedenen Zeiten aus Ricinuskeimen entweichenden Kohlensäure gemacht. Die allzugrosse Complicirtheit seines Apparates, das thweilweise Faulen seiner Samen machen seine quantitativen Angaben sehr zweifelhaft. — Ich habe mich bisher mehr mit der Aufsuchung einer Methode und mit der Construction von Apparaten beschäftigt, welche theils eine bequeme qualitative Nachweisung der Kohlensäurebildung bei Pflanzen, die sich unter möglichst normalen Verhältnissen befinden, gestatten, theils den Zweck haben, solche Verhältnisse herbeizuführen, welche es ermöglichen, an denselben Pflanzen, deren Kohlensäureexhalation gemessen wird, auch den Gewichtsverlust zu bestimmen. Ich gebe hier die Beschreibung eines derartigen Apparats, der sehr geeignet ist, um einem Zuhörerkreise die Kohlensäurebildung bei vegetirenden Keimpflanzen zu demonstriren, und der wie ich hoffe, für die angedeuteten quantitativen Bestimmungen sich mit Vortheil wird anwenden lassen. Der Apparat hat grosse Aehnlichkeit mit dem von Fleury construirten, ist aber schon vor dessen Publication in meinem Prakticum verwendet worden.

Auf der mattgeschliffenen Glasplatte *k* steht die Krystallisirschale *h*, welche mit destillirtem Wasser gefüllt und mit Tüll oder einem durchlöcherten Pergamentpapier überbunden ist. Auf letzterem liegen die Samen so, dass sie von unten her eben befeuchtet werden; die Unterlage giebt später den Keimwurzeln hinreichenden Halt, sie dringen durch die Oeffnungen des Tülls oder des Pergamentpapieres leicht hinab in's Wasser, welches selbst bei wochenlangem Versuch nicht erneuert zu werden braucht. Die tubulirte Glasplatte *c* wird mit ihrem abgeschliffenen Rande auf *k* luftdicht aufgekittet, was zweckmässig durch Aufstreichen einer Schmiere mittels eines Pinsels von aussen geschieht; diese Schmiere muss leichtflüssig sein und kann durch Zusammenschmelzen von Talg, Wachs und Baumöl hergestellt werden. Das Absorptionsgefäss *a* ist mit Bimsteinstücken gefüllt, welche mit Kalilösung getränkt sind; die kleinen Fläschchen *b*, *d*, *e* enthalten völlig

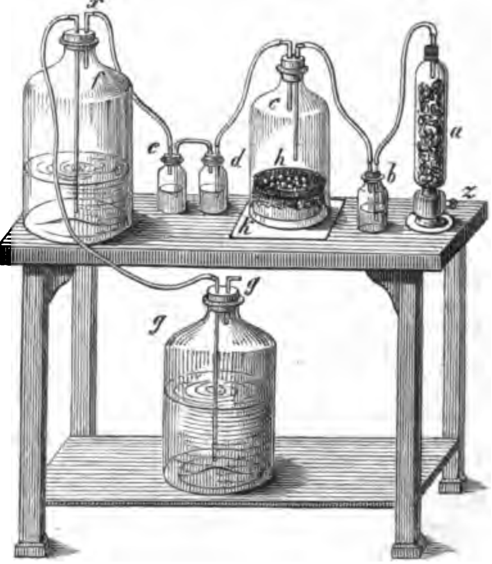


Fig. 35.

klare Barytlösung; die grossen Flaschen *f* und *g* bilden in ihrer Verbindung einen bequemen Aspirator, dessen Gebrauch aus der Zeichnung von selbst erhellt, der übrigens auch unter dem Namen »Landolt'scher Aspirator« bekannt ist. So lange der Aspirator thätig ist tritt die Luft bei *z* in das Absorptionsgefäss *a*, wo sie an das Kali ihre Kohlensäure vollständig abgiebt, wie daraus erhellt, dass das Barytwasser in *b* selbst nach mehreren Tagen, sogar Wochen vollkommen klar bleibt; diese völlig kohlensäurefreie Luft kommt nun nach *c*, wo sie die von den keimenden Samen ausgeschiedene Kohlensäure aufnimmt; nach *d* übertretend bildet diese letztere kohlensauren Baryt, der sich in grossen Mengen niederschlägt, die hier noch nicht absorbirte Kohlensäure wird in *e* vollends an Baryt gebunden, sollte sich die Flüssigkeit in *e* noch einigermassen stark trüben, so muss, für quantitative Bestimmungen, noch eine Barytflasche eingeschaltet werden. Ist der Aspirator entleert, so stellt man die nun volle Flasche *g* hinauf, die leere *f* unter den Tisch und verbindet das Kautschukrohr von *e* mit der Oeffnung *g*, nachdem man es von *x* abgenommen hat. Keimpflanzen von Weizen, Erbsen, Raps wachsen unter dem Recipienten *c* sehr kräftig und können nach dem Ende des Versuchs leicht ohne Substanzverlust gesammelt werden, während die von ihnen gebildete Kohlensäure aus dem niedergeschlagenen Baryt in *d* und *e* zu bestimmen ist. Um den Luftstrom zu mässigen setze ich an die Oeffnung *z* des Absorptionsgefässes *a* einen Kork mit einem capillar ausgezogenen Glasrohr. — Bringt man an die Stelle von *d* eine oder mehrere Trockenröhren, an die Stelle von *e* einen Liebig'schen Kugelapparat mit Kalilösung und verbindet man diesen mit einem Tropfenaspirator, so lässt sich der Versuch so einrichten, dass beständig einzelne Blasen in Zwischenräumen von 1—2 Secunden durchbrechen und die Kohlensäure kann durch die Gewichtszunahme des Kugelapparates wie bei einer Elementaranalyse bestimmt werden. — Will man die Kohlensäureexhalation frischer Kartoffeln, Wurzeln, von Blättern im Schatten, zumal aber von Blüthen qualitativ demonstriren, so bringt man diese Organe in eine weithalsige Flasche, die man an Stelle des Apparates *k h c* einfügt.

β. Ueber die Kohlensäureabscheidung der sich entfaltenden Knospen von verschiedenen Holzpflanzen hat Garreau eine Reihe von Beobachtungen gemacht[1]). Vom 27—31. März (Lille) schnitt er die Knospen sammt einer kleinen Holzscheibe von den Zweigen ab, und brachte sie unter eine Glasglocke von 500—700 CC. Luftgehalt, wo sie durch die Schnittfläche Wasser aufnehmen konnten; die Glocke enthielt Kali zur Absorption der Kohlensäure und war (leider) mit Wasser gesperrt; die Temperatur betrug 15° C., bei dem letzten Versuch 14°.

Knospen von:	Gewicht der Knospen, frisch. Gramm.	bei 110° getrocknet. Gramm.	Ausgehauchte CO_2. in 24 Stunden.	am Tage.	Bemerkungen über die Entfaltung.
Syringa vulg. 12 Knospen	9,0	2,00	70 CC.	18 CC.	Blätter während des Versuchs entfaltet.
Aesculus macrostachya 5 Knospen	7,0	0,85	45 »	12 »	Blätter nach dem Versuch entfaltet.
Sambucus nigra 6 Triebe	10,0	1,75	60 «	10 »	
Ribes nigrum 10 Triebe	7,0	1,25	60 »	12 »	Blätter während des Versuchs gewachsen.
Evonymus latifolius 10 Knospen	5,6	1,15	44 »	14 »	Nicht entfaltet.
Pavia rubra 11 Knospen	9,0	1,45	56 »	13 »	dtto.

1) Garreau: Ann. des sc. nat. 1851. T. XVI. 271 ff.

Knospen von:	Gewicht der Knospen, frisch. Gramm.	bei 110 ° getrocknet. Gramm.	Ausgehauchte CO_2. in 24 Stunden.	am Tage.	Bemerkungen über die Entfaltung.
Staphylea pinnata 14 Knospen	6,5	0,90	52 CC.	15 CC.	Beginnende Entfaltung.
Lonicera alpigena 15 Knospen	5,3	1,00	49 »	15 »	
Corylus Avellana 23 Knospen	5,6	1,50	58 »	18 »	Halb entfaltet.
Tilia europaea 3 Knospen	4,0	0,70	46 »	24 »	Beginnende Entfaltung.
Aesculus Hippocast. 20 Knospen	13,5	2,50	90 »	45 »	
Aesculus macrost. 5 Knospen	7,0	1,20	36 »	10 »	Blätter entfaltet.

Am 20. April hatten sich die Knospen dieser Bäume entfaltet, die jungen Triebe wurden abgeschnitten und ebenso behandelt wie die Knospen; bei ungefähr gleichem Trockengewicht gaben sie ungefähr gleiche Kohlensäuremengen ab, doch bald mehr bald weniger. Corenwinder[1]) fand ebenfalls, dass Knospen und junge Triebe, selbst im Sonnenlicht, Kohlensäure aushauchen, zuweilen in grosser Menge; es kann diess nicht überraschen, da bei den jungen Blättern das Organ der Kohlensäurezersetzung, das Chlorophyll noch nicht hinreichend ausgebildet ist.

γ. Pilze. Grischow[2]) brachte eine junge Amanita muscaria von 2 Cubikzoll in 22 Cubikzoll Luft und setzte sie 2 Stunden lang der Sonne aus, nachdem sie schon die Nacht über in demselben Behälter sich befunden hatte; das Luftvolumen verminderte sich um $^1/_2$ Cubikzoll und zeigte die Zusammensetzung: 13 Kohlensäure, 5 Sauerstoff, 82 Stickstoff, mit einer Spur von Wasserstoff (?). Agaricus rosaceus 28 Stunden lang im Schatten eingesperrt, hinterliess ein Luftgemenge von 18 Kohlensäure, 2 Sauerstoff, 83 Stickstoff mit Wasserstoff (?)[3]). Marcet[4]) hob Pilze sammt dem Mycelium aus und brachte sie in einen mit Quecksilber gesperrten Recipienten. 130 Gran Lycoperdon Bovista in 111 CC. Luft 9 Stunden lang bei Tageslicht verweilt, vermehrten das Luftvolum auf 113 CC.

Luft vor dem Versuch		Luft nach dem Versuch	
Stickstoff	87,7 CC.	Stickstoff	87,0 CC.
Sauerstoff . . .	23,3 »	Kohlensäure . .	23,7 »
	111,0 »	Wasserstoff . . .	2,3 » (?)
			113,0 »

1) Corenwinder in Comptes rendus 1863, LVII, p. 266.

2) Diese Angaben sind der Physiol. (II, p. 159) von Meyen entlehnt, der sie aus Grischow's Werk »Physikalisch-chemische Untersuchungen über die Athmungen der Gewächse u. s. w., Leipzig 1819« entnommen hat; ich habe dasselbe bis jetzt nicht gesehen.

3) Die von Humboldt zuerst angegebene Aushauchung von Wasserstoffgas bei Pilzen ist gewiss noch zweifelhaft. Dagegen scheinen selbst ganz frische in lebhaftem Wachsthum befindliche Hutpilze beständig und allgemein Ammoniak auszuhauchen. Herr Dr. Julius Lehmann zeigte mir vor mehreren Jahren, dass wenn man einen mit Salzsäure befeuchteten Stab über frische, ganze oder zerbrochene Pilze hält, die bekannten Nebel sich bilden.

4) In Froriep's Notizen 1835, XLIV, Nr. 21 mitgetheilt aus Société de phys. et d'hist. nat. de Genève 1834, 18 Dec. Nach Meyen ist die Arbeit auch in Bibliothèque universelle de Genève 1834, LXII, 393 enthalten.

Bei Nacht erhielt er so ähnliche Resultate, dass die Differenz nur auf Beobachtungsfehler (und Temperaturunterschiede) zu schieben ist.

Drei mit Sporen gefüllte Lycoperda von 72 Gran Gewicht wurden während 6 Tages- und 6 Nachtstunden in 100 CC. Luft gelassen, deren Volumen sie nicht veränderten (bei 22° C.):

Luft vor dem Versuch		Luft nach dem Versuch	
Stickstoff	79,0 CC.	Stickstoff	79,0 CC.
Sauerstoff . . .	21,0 »	Sauerstoff . . .	18,0 »
	100,0 »	Kohlensäure .	3,0 »
			100,0 »

Drei Agaricus (dem amarus verwandt) von 60 Gran Gewicht, hatten in 67 CC. Luft verweilt (bei 20° C.), deren Volumen sie nicht merklich veränderten:

Luft vor dem Versuch		Luft nach dem Versuch	
Stickstoff	53,0 CC.	Stickstoff	53,1 CC.
Sauerstoff . . .	14,0 »	Sauerstoff. . . .	1,7 »
	67,0 »	Kohlensäure . .	12,2 »
			67,0 »

Drei Agaricus campestris, 190 Gran schwer in 122 CC. Luft (bei 22° C.) dem Tageslicht ausgesetzt, vermehrten das Volumen auf 128 CC.

Luft vorher		Luft nachher	
Stickstoff	96,4 CC.	Stickstoff	96,2 CC.
Sauerstoff. . . .	25,6 »	Sauerstoff	0,8 »
	122,0 »	Kohlensäure . .	31,0 »
			128,0 »

Die Pilze hatten also in diesem Falle nicht nur beinahe den ganzen Sauerstoff verzehrt, sondern auch noch Kohlensäure aus ihrer eigenen Substanz abgegeben. Gelegentliche Erwähnung verdient Marcet's Bemerkung, dass Agaricus campestris, der bereits Fäulnissgeruch hatte, in gleicher Zeit weniger Kohlensäure aushauchte, als frische Exemplare.

Mehrere kleine mit Agaricus digitaliformis[1]) verwandte Pilze von 60 Gran Gewicht, veränderten binnen 9 Stunden bei 22° C. das Luftvolumen von 63 CC. nicht:

vorher		nachher	
Stickstoff	49,8 CC.	Stickstoff	49,5 CC.
Sauerstoff . . .	13,2 »	Sauerstoff . . .	3,9 »
	63,0 »	Kohlensäure . .	9,6 »
			63,0 »

Boletus versicolor: auf Holz, sehr dauerhaft, lederartig; 4 Pilze 140 Gran schwer in 120 CC. Luft bei 21° C. binnen 12 Stunden dem Tageslicht ausgesetzt, vermehrten ihre Atmosphäre um 4 CC.

Luft vorher		Luft nachher	
Stickstoff	94,8 CC.	Stickstoff	94,7 CC.
Sauerstoff . . .	25,2 »	Sauerstoff . . .	0,6 »
	120,0 »	Kohlensäure . .	28,7 »
			124,0 »

In reinem Sauerstoffgas hauchen die Pilze nach Marcet neben Kohlensäure auch Stickstoff aus, in reinem Stickgas geben sie nur wenig Kohlensäure, in

1) Weiche, leicht zerfliessende Pilze.

reinem Sauerstoff wird das Volumen der umgebenden Luft vermindert, in reinem Stickstoff um ein Geringes vermehrt.

Aehnlich wie die grossen Schwämme verhalten sich nach Pasteur's[1]) Untersuchungen die Schimmelpilze; aus einer limitirten Luftmenge, in welcher Schimmel vegetirt, verschwindet in kurzer Zeit aller Sauerstoff vollständig unter Kohlensäurebildung.

δ. Chlorophyllfreie Phanerogamen. Ueber die Sauerstoffathmung und Kohlensäurebildung derselben liegen einige Beobachtungen von Charles Lory[2]) vor; er untersuchte Orobanche Teucrii, Galii, major, brachysepala, crenata, ferner Lathraea squamaria und Neottia nidus avis und kam zu dem Resultat »zu jeder Zeit ihrer Vegetation nehmen alle Theile dieser Pflanzen sowohl im Sonnenlicht als im Finstern Sauerstoff auf und entlassen dafür Kohlensäure. Die directen Sonnenstrahlen wirken auf diese Athmung nur insofern sie die Temperatur erhöhen, wodurch die Production von Kohlensäure vermehrt wird«. Es wurden bei seinen Versuchen Pflanzen verschiedener Entwickelungsstadien immer frisch in lufterfüllte Ballons eingeschlossen; das Gasvolumen erlitt binnen 36 Stunden nur sehr unbedeutende Schwankungen, selbst dann wenn der grösste Theil des Sauerstoffs in Kohlensäure verwandelt wurde, die Summe der Volumina von Sauerstoff und Kohlensäure blieb nahezu constant; es wurde aber immer ein wenig Sauerstoff absorbirt und ein kleines Quantum Stickgas ausgehaucht; in einem Gemenge von Luft mit wenig Kohlensäure verhielt sich diess ebenso. In einer Atmosphäre von Wasserstoffgas entbinden diese Pflanzen ein namhaftes Quantum Kohlensäure und wenig Stickgas. — Bei 18° (C?) verbrauchte Orobanche Teucrii in voller Blüthe binnen 36 Stunden ihr vierfaches Volumen an Sauerstoff d. h. 4,2 CC. Sauerstoff auf 1 Gramm Substanz, was einem Kohlenstoffverlust von 2,26 Milligr. entspricht. Eine abgeblühte Pflanze gab in 35 Stunden für 1 Gramm Substanz nur 2,68 CC. Kohlensäure. Der blüthentragende Theil des Stengels von Orobanche brachysepala verbraucht in gleicher Zeit cet. paribus $2\frac{1}{2}$mal so viel Sauerstoff als der nicht blühende Theil derselben Pflanze. Ein belaubter Stengel von Teucrium Chamaedrys wurde in einen Ballon gebracht, der auf 6 Volumina Luft 1 Vol. Kohlensäure enthielt und eine Orobanche Teucrii mit noch nicht entfalteter Blüthe von 7,5 Gramm Gewicht ebenso behandelt; beide wurden von 9^h Morgens bis 3^h Nachmittags des kommenden Tags an einen Ort gestellt, wo sie die Nachmittagssonne hatten; nach dieser Zeit enthielt die Luft in der Umgebung des Teucrium keine Spur von Kohlensäure mehr, während die von Orobanche Teucrii aus 100 Stickstoff, 9,35 Sauerstoff und 37,75 Kohlensäure bestand. — Nach Chatin[3]) liefert Citinus am Licht Kohlensäure, keinen Sauerstoff; 22 CC. der Pflanze gaben in 12 Stunden im Sonnenlicht bei 24—30° C. nicht weniger als 30 CC. Kohlensäure.

ε. Die Blüthen zeichnen sich durch energische Kohlensäurebildung aus, wenn sie sich in einer sauerstoffhaltigen Atmosphäre befinden. Nach Th. de

1) Flora 1863, p. 9. Referat von De Bary.

2) Ch. Lory: Observations sur la respiration et la structure des Orobanches et autres plantes vasc. dépourvues des parties vertes, in Ann. des sc. nat. 1847, T. VIII, 158 ff., eine sehr klar gedachte Arbeit.

3) Comptes rendus 1863, T. LVII, 773.

Saussure [1]) nehmen die Geschlechtsorgane mehr Sauerstoff aus der Umgebung auf und bilden mehr Kohlensäure als die übrigen Blüthentheile. Die Athmung der Blüthen ist energischer als die der grünen Blätter (derselben Pflanzen), d. h. die Volumeneinheit oder Gewichtseinheit Blüthe nimmt in gleicher Zeit und unter gleichen Umständen mehr Sauerstoff auf und bildet damit ein grösseres Kohlensäurequantum als die der grünen Blätter, selbst wenn diese sich im Finstern befinden. Die Sauerstoffathmung der Blätter im Finstern überwiegt aber wieder die der Stammtheile und Früchte. Diejenigen Fälle, wo die Sauerstoffaufnahme und Kohlensäurebildung der Blüthen so energisch wird, dass die dabei gebildete Wärme hinreicht die Blüthentheile auf eine merklich höhere, selbst sehr hohe Temperatur zu bringen, übergehe ich hier einstweilen noch um im folgenden Abschnitt darauf zurückzukommen. Dafür gehe ich hier etwas weitläufiger auf die Darlegung der mustergiltigen, in neuerer Zeit wie es scheint vergessenen, Untersuchungen Saussure's, soweit sie nur den Gasaustausch der Blüthen mit ihrer Umgebung betreffen, ein. Wenn man, sagt er, eine Blüthe unter einem mit Luft gefüllten und mit Quecksilber gesperrten Recipienten verweilen lässt, so verändert sie das Luftvolumen nicht oder nur wenig, solange noch Sauerstoff vorhanden ist; sie absorbirt diesen, ersetzt ihn aber nahezu durch Kohlensäure; was sie von letzterer zurückbehält, überschreitet niemals sehr das Volumen der Blüthe selbst, kann also durch die poröse und absorbirende Eigenschaft der letzteren erklärt werden [2]). Wasserstoff oder Stickgas wird nicht ausgeschieden. — Die Volumenbestimmung der Blüthen wurde nicht wie bei seinen früheren Versuchen durch Eintauchen in Wasser, sondern durch Wägung derselben vorgenommen; dabei wurde angenommen, dass das specifische Gewicht der Gewebe (mit Ausnahme der Lufträume) dem des Wassers nahezu gleich sei. Die im Recipienten befindliche Atmosphäre war so gross, dass die Blüthen nur den 200sten Theil davon einnahmen. Die Blüthe wurde mit einem 6 Linien langen Stiel in ein mit sehr wenig Wasser versehenes Gefäss gestellt, um sie frisch zu erhalten und sammt diesem unter den Recipienten gebracht; nach dem Versuch wurde der Stiel abgeschnitten und sein Volumen zu dem der Blüthe nicht hinzugerechnet. Die zum Vergleich untersuchten Laubblätter derselben Pflanzen wurden in gleicher Weise behandelt. Jede Blüthe brachte 24 Stunden in dem Recipienten zu und Saussure hebt hervor, dass die Einathmung in den ersten 12 Stunden weit beträchtlicher gewesen sei als später, da durch die Thätigkeit der Blüthe die Luft im Recipienten sauerstoffärmer und kohlensäurereicher wurde. Bei allen in der folgenden Tabelle genannten Versuchen wurden die Sonnenstrahlen vermieden, die Temperatur war 18—25° C. Im directen Sonnenlicht ist die Quantität des zur Kohlensäurebildung benutzten Sauerstoffs grösser als im Schatten, weil die Temperatur dadurch erhöht wird. In die von Saussure gegebene Tabelle nehme ich seine Angaben über die Athmung der Geschlechtstheile sogleich mit auf; die Zahlen bedeuten die absorbirten

1) Dessen ältere Angaben s. Recherches chim. s. l. végét. p. 126; das oben Mitgetheilte findet sich in Saussure's Abhandlung: De l'action des fleurs sur l'air et de leur chaleur propre (Ann. de chim. et de phys. 1822. T. XXI, p. 279).

2) »on doit attribuer cet effet à celui, qu'elle produit comme corps poreus et a queux sur l'acide carbonique«.



Sauerstoffvolumina, wobei jedesmal das Volumen des genannten Organs als Einheit gesetzt ist.

Namen der Pflanze u. Zeit zu welcher die Blüthen abgepflückt und in den Recipienten gebracht wurden.	Sauerstoff in 24 Stunden von Blüthen verbraucht.	Sauerstoff in 24 Stunden von Blättern verbraucht (im Finstern).	Sauerstoff in 24 Stunden von Geschlechtsorganen verbraucht.
Cheiranthus incanus (roth) einfach (6 Uhr Abends)	11	4	18
idem: gefüllte Blüthe	7,7		
Polianthes tuberosa (einfach (9 Uhr Morgens) . .	9	3	
idem: gefüllte Blume	7,4		
Tropaeolum majus (einfach) (9 Uhr Morgens) .	8,5	8,3	16,8
idem: gefüllte Blume	7,25		
Datura arborea (10 Uhr Morgens)	9	5	
Passiflora serratifolia (6 Uhr Morgens)	18,5	5,25	
Daucus carota (Umbelle) (6 Uhr Abends)	8,8	7,3	
Hibiscus speciosus (7 Uhr Morgens)	8,7 (in 12 Stunden 5,4).	5,1	6,3 (in 12 Stunden).
Hypericum calycinum (8 Uhr Morgens)	7,5	7,3	8,5
Cucurbita Melo-Pepo (7 Uhr Morgens) männlich .	12 (in 10 Stunden 7,6).	6,7	(in 10 Stunden 16).
idem: weiblich	8,5		
Lilium candidum (5 Uhr Morgens)	5	2,5	
Typha latifolia Kolben (9 Uhr Morgens)	9,8	4,25	
Fagus Castanea männlich (4 Uhr Abends)	9,1	8,1	
Cobaea scandens	6,5		7,5

Bei Passiflora serratifolia und Lilium candidum war die Athmung der Geschlechtsorgane nicht merklich stärker als die der ganzen Blüthe (jedes auf sein eigenes Volumen bezogen); aber diese Blüthen gehörten auch unfruchtbaren Pflanzen an. Auf dem Uebergewicht der Blumenblätter über die Geschlechtsorgane bei gefüllten Blumen mag es auch beruhen, dass diese relativ weniger Sauerstoff als die einfachen verzehren. Saussure hebt hervor, dass die männlichen Blüthen bei gleichem Volumen immer stärker athmeten als die weiblichen, worüber er folgende Tabelle giebt:

Cucurbita Melo-Pepo.

in 10 Stunden	consumirtes Sauerstoffvolumen das des Organes = 1 gesetzt.
männliche Blüthe	7,6
weibliche Blüthe	3,5
Staubfäden von ihrer Basis getrennt (Antheren)	11,7
Narben vom Ovarium getrennt	4,7

Kolben von Typha latifolia.

in 24 Stunden	wie oben
männlich und weiblich zusammen	9,8
männlicher Theil	15,0
weiblicher Theil	6,2

Zea Mais.

in 24 Stunden	consumirtes Sauerstoffvolumen das des Organes = 1 gesetzt.
männliche Rispe	9,6
weibliche Inflorescenz sammt Hüllen	5,2.

Nicht minder wichtig als diese Angaben, ist der von Saussure aufgestellte Satz, dass die Blüthen zur Zeit ihrer eigentlichen Floration stärker athmen als während der Entfaltung der Knospe und während des Verwelkens bei dem Abblühen, wofür er folgende Beobachtungen anführt:

Blüthen von	Verbrauchter Sauerstoff (Volum der Blüthe = 1).		
	noch nicht entfaltet.	entfaltet.	abblühend.
Passiflora serratifolia . .	6 (in 12 Stunden vor der Oeffnung).	12 (in 12 Stunden).	7 (in 12 Stunden).
Hibiscus speciosus . . .	6 (in 24 Stunden).	8,7 (in 24 Stunden).	7 (in 24 Stunden).
Cucurbita Melo-Pepo . .	7,4 (in 24 Stunden).	12 (in 24 Stunden).	10 (in 24 Stunden).

ζ. Unterirdische chlorophyllfreie Organe. Es ist hier ebenso leicht wie bei den Blüthen, die Kohlensäureabscheidung unter Sauerstoffaufnahme qualitativ zu constatiren[1]; genauere Angaben darüber verdankt man aber auch hier nur Th. de Saussure[2]: bringt man eine lebenskräftige Wurzel in die Luft eines mit Quecksilber gesperrten Recipienten, so vermindert sich das Luftvolumen unter Kohlensäureabscheidung, welche geringer ist als das Volumen des aufgenommenen Sauerstoffs; die Wurzel hält einen Theil der mit letzterem gebildeten Kohlensäure in sich zurück; das absorbirte Volumen bleibt aber nach Saussure immer kleiner als das der Wurzel, wie gross auch das Luftvolumen im Recipienten und die Versuchsdauer sein mag. Wird eine so gesättigte Wurzel schnell unter einen anderen mit gewöhnlicher Luft gefüllten Recipienten gebracht, so ändert sie hier das Luftvolumen nicht mehr, sondern nimmt nur ebenso viel Sauerstoff auf als sie Kohlensäure abscheidet. Nimmt man dagegen die Wurzel im ersten Falle heraus und lässt sie einige Zeit an der freien Luft liegen, so verkleinert sie, in eine limitirte Luftmenge gebracht, das Volumen derselben wie früher; offenbar ist an der freien Luft die absorbirte Kohlensäure herausdiffundirt und die Zellsäfte wieder fähig geworden, eine neue Quantität selbstgebildeter Kohlensäure im Recipienten zu absorbiren[3]. Eine frisch ausgezogene Möhrenwurzel verbrauchte in 24 Stunden ihr gleiches Volumen Sauerstoff und hielt 1 Proc. davon zurück; eine Kartoffel verbrauchte 0,4 ihres Volumens und hielt 0,08 ihres Volumens zurück; eine Lilienzwiebel sammt Wurzel verbrauchte 0,39 ihres Volumens an Sauerstoff und behielt 0,19 davon zurück;

1) Um sie bei völlig unverletzten Wurzeln nachzuweisen, genügt es, eine in wässeriger Nährstofflösung vegetirende Landpflanze mit den Wurzeln in destillirtes Wasser zu stellen, in welchem man nach kurzer Zeit die Kohlensäure nachweisen kann.

2) Recherches chim. Cap. III, § 7.

3) Wegen der hier obwaltenden Diffusionsgesetze siehe Fick, medizinische Physik: Gasdiffusion.



eine Rübe verzehrte in derselben Zeit ein ihr gleiches Volumen Sauerstoff und absorbirte $^1/_4$ davon.

Bei diesen Versuchen waren die unterirdischen Organe für sich allein in dem Recipienten. Die Resultate müssen voraussichtlich ganz andere sein, wenn die Wurzel mit den chlorophyllhaltigen, oberirdischen Theilen im Zusammenhang bleibt und diese letzteren der freien Luft ausgesetzt sind, während jene sich in der begrenzten Luftmenge befindet; in diesem Falle kann nämlich die von der Wurzel durch Athmung gebildete Kohlensäure theils durch Diffusion im Zellsaft, theils durch Druckausgleichung in den Luftwegen von der Wurzel aus in die Stammtheile gelangen, durch die Blätter am Licht zersetzt oder einfach ausgehaucht werden; durch diese Fortführung der Kohlensäure aus dem Wurzelgewebe wird dieses aber befähigt, neue Mengen derselben aufzunehmen, und so eine weit bedeutendere Veränderung der Luft im Recipienten horvorzubringen. So erklärt sich folgender Versuch Saussure's: Auf die Brücke eines Quecksilberbades stellte er einen lufterfüllten Recipienten, in welchem sich 6—7 Linien hoch Wasser befand; sodann führte er die Wurzel eines Polygonum Persicaria in die Luft des Recipienten ein, während der Stengel unter der Brücke durchs Quecksilber gehend nach aussen trat und hier an freier Luft die Blätter trug. Es wurde auf diese Weise das zehnfache Volumen der Wurzel an Sauerstoff aufgesogen, das Stickgas blieb unvermindert.

η. Die holzigen entblätterten Stengel bieten nach Saussure die Erscheinung einer Einathmung von Sauerstoff im Finstern dar und ohne Zweifel auch eine Sauerstoffaushauchung im Sonnenlicht im Verhältniss zur grünen Rinde, die sie besitzen; letzteres ist aber so unbedeutend, dass Saussure mit seinen Mitteln nicht im Stande war es nachzuweisen; im Sonnenschein wird nach ihm sogar mehr Kohlensäure gebildet als im Schatten und so die entgegengesetzte Wirkung der Assimilation verdeckt.

ϑ. Chlorophyllhaltige Organe. Im Finstern oder bei geringen Helligkeitsgraden lässt sich bei den Laubblättern und den analogen chlorophyllhaltigen Organen die beständige Aufnahme von Sauerstoff und Aushauchung von Kohlensäure ebenso leicht constatiren wie bei den chlorophyllfreien Theilen; auch bei ihnen ist dieser Athmungsprocess um so energischer, je höher die Temperatur und je thätiger das Organ überhaupt ist: junge sich entfaltende noch wachsende Blätter verbrauchen mehr Sauerstoff als fertig entfaltete derselben Pflanzen; ebenso ist die Athmung der Blätter von kurzer Lebensdauer ausgiebiger als die der langlebigen und fleischig massigen. — Für den Beobachter macht sich eine Verwickelung im Verhalten dieser Organe schon dann geltend, wenn sie abwechselnd einer tiefen Finsterniss und kräftiger Beleuchtung ausgesetzt werden, indem sie die in jener gebildete Kohlensäure in dieser wieder zersetzen; ein chlorophyllhaltiges Organ in einer limitirten Luftmenge eingeschlossen und dem Wechsel von Tag und Nacht ausgesetzt, zeigt diesen Hergang in einfachster Form; eine in der unbegrenzten Atmosphäre befindliche Pflanze lässt einen Theil der in der Nacht gebildeten Kohlensäure entweichen, am Tage nehmen ihre chlorophyllhaltigen Organe dagegen noch grössere Mengen derselben von aussen her auf, um sie zu zersetzen und den Sauerstoff abzuscheiden. Die Zu- oder Abnahme der organischen Substanz der Pflanze hängt in diesem Falle davon ab, ob die Zersetzung der von aussen zugeführten Kohlensäure ausgiebiger

ist als die Erzeugung derselben in der Pflanze auf Kosten assimilirter Substanz. Unter gewöhnlichen natürlichen Verhältnissen, in denen die chlorophyllhaltigen Pflanzen leben, ist immer die Kohlensäurezersetzung kräftiger d. h. ausgiebiger als die Athmung, worauf zunächst die Massenzunahme der Pflanze beruht. Unter abnormen Verhältnissen, bei Versuchspflanzen, die in Zimmern, an schattigen Orten, im Winter bei kurzen Tagen und langen Nächten cultivirt werden, kehrt sich das Verhältniss nicht selten um, der Verbrauch organischer Substanz bei der Kohlensäureausscheidung wird ausgiebiger als die Assimilation, die Pflanze nimmt beständig an Gewicht ab, sie zehrt sich selbst so zu sagen auf. Der in der ersten Abhandlung beschriebene von mir gemachte Versuch, wo Tropaeolum majus täglich nur 6—7 Stunden dem Licht einer Himmelshälfte ausgesetzt blieb und täglich 17—18 Stunden im Finstern zubrachte, zeigte dennoch eine, wenn auch unbedeutende Gewichtszunahme der Pflanzen, woraus hervorgeht, dass die assimilirende Thätigkeit der Laubblätter binnen 1/4 Tag mehr Kohlensäure zersetzte als die gesammten Organe derselben Pflanzen in 3/4 Tagen durch Athmung wieder bilden konnten. Der Ausschlag nach der einen oder der anderen Seite muss aber auch von der Masse der Laubblätter abhängen; sind diese gross und zahlreich, so wird eine kurzdauernde Thätigkeit derselben selbst bei wenig intensivem Lichte genügen können, um mehr Kohlensäure zu zersetzen als während der übrigen Tageszeit alle Organe zusammen erzeugen und abscheiden; endlich wird die der Pflanzenart specifisch eigenthümliche Energie mit zu beachten sein; so wird bei einer echten Schattenpflanze der Substanzgewinn selbst bei schwacher Beleuchtung am Tage noch grösser sein, als der Substanzverlust durch die Athmung.

Einer der thätigsten Zeitgenossen auf diesem Gebiete der Physiologie vertheidigt die Ansicht, dass die chlorophyllhaltigen Assimilationsorgane nicht bloss im Finstern und bei schwacher Beleuchtung, sondern auch bei intensivem Sonnenschein Kohlensäure aushauchen, während sie zugleich solche von aussen aufnehmen und sie unter Sauerstoffabscheidung zersetzen. Garreau[1]) stellt den auf eine lange Reihe seiner Beobachtungen gestützten Satz auf: »Die Blätter hauchen am Tage, im Sonnenlicht und im Schatten Kohlensäure aus, und zwar um so mehr, je höher die Temperatur ist. In den Blättern finden im Schatten und Sonnenschein gleichzeitig zwei Processe statt, einer der Verbrennung und ein Reductionsvorgang; die Anhäufung von Kohlenstoff in der Pflanze ist die Folge des Ueberwiegens des Letzteren; dieses ist Ernährung, jenes Athmung.«

Ueber das Verhalten chlorophyllreicher Organe in einer limitirten Luftmenge hat Th. de Saussure[2]) eine in ihrer Art classische Arbeit geliefert, der keine neuere in dieser Richtung zur Seite gestellt werden kann. Er brachte die Blätter nach einem heiteren Sommertage unmittelbar nachdem sie abgepflückt worden, in einen Recipienten mit atmosphärischer Luft, der durch Quecksilber gesperrt war, und wo sie eine Nacht lang verweilten. Dabei macht sich ein, wenn auch nur gradueller Unterschied nach der Natur der Blätter geltend; die gewöhnlichen dünnen Blätter der meisten Pflanzen vermindern das Volumen ihrer limitirten Atmosphäre, indem sie weniger Kohlensäure aushauchen als das aufgenommene Sauerstoffvolumen beträgt; die dicken fleischigen Blätter von Crassula cotyledon, Sempervivum tectorum, Agave americana, Stapelia variegata so wie die physiologisch gleichwerthigen Stamm-

1) Ann. des sc. nat. 1851. T. XVI. p. 280 ff.
2) Rech. chim. 1804. Cap. III. § 1 bis § 5.

glieder von Opuntia vermindern das Volumen ihrer Atmosphäre, indem sie Sauerstoff aufnehmen, aber keine merkliche Kohlensäuremenge dafür aushauchen. — Als Beispiel einer musterhaften Untersuchung ist seine Darlegung der Athmungsvorgänge bei Opuntia zu betrachten; die von Saussure selbst gegebenen Erklärungen sind thatsächlich richtig, wenn man seinen Ansichten über Gasdiffusion die jetzt giltige Anschauungsweise über diese substituirt. Dies vorausgesetzt, lässt sich seine Darlegung kurz in folgender Art wiedergeben. Nach Sonnenuntergang brachte er Stammglieder von Opuntia, deren Volumen 119 CC. betrug, in 951 CC. Luft (diese kohlensäurefrei und trocken); nach verflossener Nacht waren 79 CC. der letzteren verschwunden, der Rest enthielt nur 14 p. Ct. Sauerstoff, aber keine Kohlensäure, Absorption von Stickgas hatte nicht in merklichem Grade stattgefunden. Die eingesogene Sauerstoffmenge betrug also 2/3 (nicht wie er sagt 3/4) des Volumens der Pflanze. Je nach dem Zustand der Pflanze ist die Einathmung aber mehr oder minder gross und sie steigt mit zunehmender Temperatur. Wird der Aufenthalt der Opuntia in dem Recipienten verlängert, so wird, doch immer langsamer, beständig Sauerstoff aufgenommen, bis die Pflanze 1 1/4 ihres Volumens davon enthält; nach 36—40 Stunden ist dies erreicht und dann tritt keine merkliche Volumänderung mehr ein, so lange noch Sauerstoff im Recipienten ist; der Cactus fährt nämlich fort, Sauerstoff aufzunehmen, er scheidet aber, wenn er einmal gesättigt ist, gerade so viel Kohlensäure wieder aus; diese Kohlensäureausscheidung geschieht indessen langsamer als die anfangs eingetretene Sauerstoffaufnahme. Die meisten echten Laubblätter scheiden gleichzeitig mit der Einathmung des Sauerstoffs auch Kohlensäure aus, und sie halten meist weniger davon in sich zurück als die Opuntie. Das von dieser aufgesogene Gas kann ihr durch die Luftpumpe nicht entzogen werden, sie giebt im Vacuum ein Gemenge von 15 Sauerstoff und 85 Stickstoff mit einer Spur Kohlensäure ab. Eine Erwärmung auf 30—35^0 R. treibt das eingesogene Gas ebenfalls nicht aus, sondern bewirkt nur Aufnahme von Sauerstoff und Abscheidung eines gleichen Volumens Kohlensäure; bei höherer Temperatur verdirbt die Pflanze. Opuntienglieder in einen mit Wasserstoff, oder Stickstoff oder Kohlensäure gefüllten Recipienten gebracht, vermindern das Gasvolumen nicht merklich, sie geben etwas Kohlensäure aus sich selbst ab und vergrössern das Gasvolumen im Recipienten; indessen nimmt das Gewebe dennoch von jenen Gasen kleine Mengen in sich auf, die offenbar nur durch Diffusion ohne Zwischenkunft eines chemischen Processes eindringen; das so aufgenommene Wasserstoffgas lässt sich unter der Luftpumpe vermengt mit Stickgas und Kohlensäure ausziehen. Hat eine Opuntie in reiner Kohlensäure verweilt und sich damit gesättigt, und wird sie dann in einen Recipienten mit gemeiner Luft gebracht, so stösst sie hier einen Theil der Kohlensäure aus (offenbar weil das Diffusionsgleichgewicht zwischen der absorbirten Kohlensäure und der Umgebung gestört ist) und nimmt ungefähr ebensoviel Sauerstoff auf. — Wurde eine Opuntie in ein Gemenge von 74 p. Ct. Stickgas, 19 p. Ct. Sauerstoff und 7 p. Ct. Kohlensäure gebracht, so wurde in 12 Stunden im Finstern das 1 1/4fache Volumen der Pflanze an Gas eingesogen und das Eingeathmete bestand aus 13 1/2 Vol. Sauerstoff und 5 1/2 Kohlensäure. — Ein Opuntienstück, welches im Finstern in freier Luft lange Zeit liegt, sättigt sich nicht mit Sauerstoff oder selbstgebildeter Kohlensäure; denn wird es in einen lufterfüllten Recipienten gebracht, so nimmt es hier noch Sauerstoff auf; wird es abermals an die freie Luft im Finstern gelegt, so verliert es wieder seinen Sättigungszustand und kann in einem Recipienten zum zweiten Mal Sauerstoff aufsaugen. Durch häufige Wiederholung dieses Verfahrens konnte Saussure aus einem Recipienten eine beliebige Menge Sauerstoff entfernen, den die Opuntie darin aufsog und dann jedesmal im Freien (als Kohlensäure) wieder entliess. Saussure erklärt diese bei Blättern nach ihm allgemeine Erscheinung durch die Anziehung der Atmosphäre zur absorbirten Kohlensäure, die er für eine Art chemischer Verwandtschaft hält. Offenbar ist es aber nur der Druckunterschied der Kohlensäure im Recipienten und in der freien Luft, wodurch jene Erscheinung möglich wird; die Gasmenge, welche ein saftiges Organ absorbiren und dann festhalten kann, hängt von dem Druck desselben Gases ausserhalb ab. Nimmt das Gewebe im Recipienten Sauerstoff auf, so wird Kohlensäure gebildet und diese vielleicht z. Th. durch chemische Kräfte,



z. Th. aber durch Absorption festgehalten; die absorptiv festgehaltene Menge hängt aber unter andern davon ab, welche Spannung die Kohlensäure in der Luft der Recipienten hat; ist diese gross, so wird viel absorbirt; zieht man nun den Pflanzentheil heraus, so ist der Druck, den die atmosphärische Kohlensäure auf die absorbirte übt, sehr unbedeutend und es diffundirt der grösste Theil der absorbirten Kohlensäure heraus. Saussure erläutert seine Ansicht durch ein sehr nettes Experiment, welches indessen seine Erklärung erst durch die Gasdiffusion findet: Bringt man unter einen mit kohlensaurem Gas erfüllten Recipienten Wasser, so sättigt sich dieses mit einer dem Druck der Kohlensäure entsprechenden Menge dieses Gases; zieht man das Wasser nun aus dem Recipienten heraus und bringt es an freie Luft (Saussure brachte es in Flaschen, wo die Erscheinung abermals verwickelter wird), so entweicht hier so viel absorbirte Kohlensäure, bis der im Wasser zurückbleibende Rest die Spannung der in der freien Luft enthaltenen Kohlensäure hat; man könnte offenbar auf diese Weise durch häufiges Einbringen und Herausnehmen einer kleinen Wassermasse die gesammte Kohlensäure aus dem Recipienten entfernen; bei dem Blatt oder der Opuntie ist die Erscheinung nur insofern verwickelter, als dort der Sauerstoff des Recipienten erst in Kohlensäure umgewandelt wird, und die gebildete Kohlensäure z. Th. im Blatte sehr fest gehalten, z. Th. aber diffundirt ist[1]).

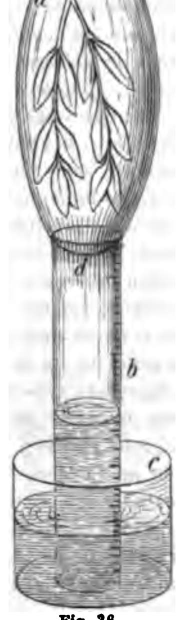


Fig. 36.

Die Kohlensäure, welche ein grüner Pflanzentheil durch Einathmung von Sauerstoff gebildet hat und in sich selbst zurückbehält, wird unter dem Einflusse des Lichts wieder zersetzt und dafür ein gleiches Volumen Sauerstoff abgeschieden. Auch dafür giebt Saussure eine Reihe von Belegen, die wir übergehen, da die Sache nicht streng hierher gehört.

Garreau ist zu seinem oben genannten Satze durch eine lange Reihe von Beobachtungen gelangt, von denen hier nur das Wesentlichste folgt. In einer vorhergehenden Arbeit[2]) sagt er: die Blätter und überhaupt die grünen Pflanzentheile machen Inspirationen von Sauerstoff am Tage, im Schatten und bei trübem Wetter; der aufgenommene Sauerstoff bildet Kohlensäure, welche nur theilweise ausgehaucht wird; die abgelösten Blätter gaben ähnliche Resultate wie die an der Pflanze befindlichen; die Kohlensäuremenge, welche die Blätter aushauchen, ist um so grösser, je weniger intensiv das Licht ist; mit sinkender Temperatur nimmt die Aushauchung der Kohlensäure ab. Er bediente sich bei diesen Versuchen des Apparates Fig. 36. In den Recipienten *a* ist der noch mit der Pflanze verbundene belaubte Zweig durch den Kork *K* luftdicht eingeführt; der untere Theil der Recipienten ist ein graduirtes Rohr *b*, welches in das Sperrwasser im Gefäss *c* eintaucht; das Schälchen *d* enthält Kali, welches die ausgehauchte Kohlensäure aufnimmt. Zwei lange Tabellen geben die von ihm gewonnenen Zahlen; eine dritte, die sich auf den Einfluss der Lichtintensität bezieht, führe ich hier theilweise an: es wurden hier die Blätter abgepflückt, und je drei Partien von gleicher Art in die Apparate gebracht, von denen je einer im Schatten des gewöhnlichen Tageslichts, einer im diffusen Lichte einer schwach erhellten Kammer, einer im Finstern stand; z. B.

1) Vergl. Fick, Medizinische Physik: über Gasdiffusion.
2) Garreau: Ann. des sc. nat. 1851. T. XV. p. 35.

Blätter von:	Beleuchtung.	Temp. °C.	Dauer des Versuchs.	100 Gramm Blätter gaben Kohlensäure.
Lycium europaeum.	Tageslicht.	14	9—5 Uhr	4,7 CC.
	diffuses Licht.	14	9—5 Uhr	8
	finster.	12	9—5 Uhr	14,2
Acer eriocarpon.	Tageslicht.	15	12—5 Uhr	30
	diffuses Licht.	12	12—5 Uhr	41,6
	finster.	12	12—5 Uhr	58,5
Helianthus tuberosus.	Tageslicht.	19	12—5 Uhr	25,7
	diffuses Licht.	18	12—5 Uhr	65
	finster.	14	6—8 Uhr	180

Seinen oben genannten Satz, wonach die grünen Blätter bei intensivem Lichte gleichzeitig Kohlensäure ausscheiden, während sie solche aufnehmen und zersetzen, folgert Garreau aus folgenden Beobachtungen[1]). In den Recipienten *R* Fig. 37 bog er den belaubten Gipfel eines Zweiges hinab, der noch mit dem Wurzelstock im Zusammenhange blieb, und verschloss den Recipienten mit dem Kork *K*, nachdem der Boden desselben mit Barytwasser *b* bedeckt worden war; die Röhre *S* diente, wenn sie geöffnet wurde zur Ausgleichung von Druckdifferenzen (?) Versuche mit Fagopyrum cymosum, Ficus carica, Asclepias Cornuti, Glycyrrhiza echinata, Kitaibelia vitifolia, Syringa vulgaris im Juli und August bei 20—25°C. gemacht, zeigten bei 3—6stündigem Sonnenschein, dass 8—36 CC. Kohlensäure ausgehaucht und von dem Baryt aufgenommen waren. Dieses Ergebniss braucht indessen noch nicht in dem von Garreau angenommenen Sinne gedeutet zu werden, es beweist keineswegs, dass die Blätter von freien Stücken Kohlensäure am Sonnenlicht ausscheiden würden; es ist vielmehr wahrscheinlich, dass der Pflanze durch die Gegenwart des Baryts die Kohlensäure ihres Gewebes, die sie eben zersetzen wollte, gewaltsam entrissen wird. Im Saft und in den Lufträumen der Pflanze ist am Anfang des Versuchs Kohlensäure vorhanden, die nicht grünen Theile derselben bilden auch im Lichte beständig solche; diese Kohlensäure verbreitet sich durch Diffusion von den übrigen Theilen der Pflanze aus auch in die Säfte der Blätter im Recipienten; in Letzterem ist aber die Kohlensäurespannung Null, weil der Baryt dieses Gas chemisch bindet; die in den Blättern durch Absorption festgehaltene Kohlensäure muss sich nun in den kohlensäureleeren Raum des Recipienten verbreiten; was davon austritt, wird sogleich von dem Baryt aufgenommen; die Gegenwart des Baryts wirkt auf die in den Blättern enthaltene Kohlensäure wie eine Luftpumpe auf das Entweichen der gelösten Luft aus Wasser. Diese Ansicht von dem Vorgang wird noch bekräftigt durch Garreau's Angabe, dass wenn in dem Recipienten kein Barytwasser sich befindet, die ausgeschiedene Kohlensäure wieder zersetzt werde, sie wird aber wahrscheinlich nicht ausgeschieden, sondern im grünen Gewebe sogleich zersetzt. Garreau legt grosses Gewicht auf die hohe Temperatur, welche die Kohlensäureausscheidung aus chlorophyllhaltigen Organen am Sonnenlicht bedingt; die Athmung bildet im Gewebe Kohlensäure um so schneller, je höher die Temperatur steht; zugleich wird aber durch Temperatursteigerung der Absorptionscoefficient des Zellsafts für Kohlensäure verringert und es

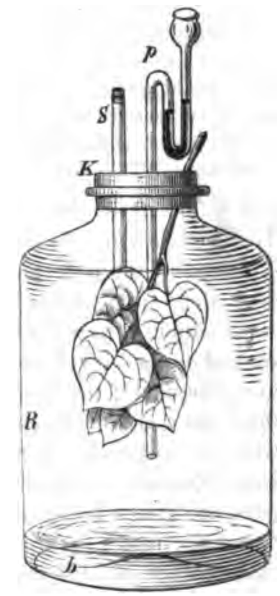


Fig. 37.

1) Ann. des sc. nat. 1851. T. XVI. p. 280 ff.

kann so weit kommen, dass die durch Athmung im Gewebe der Pflanze gebildete Kohlensäure auf diese Art ausgestossen wird, bevor die chlorophyllhaltigen Zellen Zeit finden, sie zu zersetzen.

Es ist zu erwarten, dass Organe, welche eine nur unbedeutende Quantität Chlorophyll enthalten, zugleich aber ein voluminöses farbloses Parenchym besitzen, wie es bei vielen fleischigen Früchten der Fall ist, im Verhältniss zu ihrem Volumen und Gewicht wenig Kohlensäure am Licht zersetzen, aber viel solche bilden können; es ist daher zu erwarten, dass bei unreifen fleischigen Früchten trotzdem, dass sie äusserlich grün sind, doch die Athmung den Assimilationsvorgang überwiegt, wie in der That aus den wenigen darüber gemachten Beobachtungen ersichtlich ist. Saussure führte die noch am Stamm befindlichen unreifen Früchte von Solanum Pseudo-Capsicum und unreife Trauben in Ballons ein, wo sie reiften, ohne nach 14 Tagen Kohlensäure darin zurückzulassen; als er in den Ballon Kalk brachte, nahm dieser jedoch Kohlensäure auf, was in derselben Art wie bei Garreau's Versuch zu erklären ist, und die Früchte reiften nicht. Als er dagegen unreife Weintrauben, Nachtschattenbeeren, Birnen und Aepfel, von ihrem Stamme getrennt 24 Stunden in einem Recipienten liess, wo sie am Tage der Sonne ausgesetzt waren, so liessen sie Kohlensäure zurück, sie konnten den Tag über nicht alles kohlensaure Gas wieder zersetzen, was sie in der Nacht gebildet hatten. Nach Grischow[1]) hauchen die Früchte um so weniger Sauerstoff am Licht aus, je näher sie der Reife kommen, und nach Fremy wirken sie, so lange sie grün sind, wie grüne Blätter (?) wenn sie reif und dabei gelb, braun, roth geworden sind, bilden sie energisch Kohlensäure[2]).

§ 77. Die chemischen Vorgänge in den Geweben, welche bei der Aufnahme des Sauerstoffs und Abgabe der Kohlensäure stattfinden, werden je nach der Natur der in den Geweben befindlichen Stoffe, je nach dem quantitativen Verhältniss zwischen aufgenommenem Sauerstoff und ausgehauchter Kohlensäure einen verschiedenen Verlauf nehmen; positiv bekannt sind aber die einzelnen auf einander folgenden Veränderungen, welche die Athmung bewirkt, bis jetzt noch in keinem einzigen Falle. Man müsste, um ein Urtheil über den wahren Hergang zu gewinnen, für jeden speciellen Fall die im Gewebe vorhandenen Stoffe vor und nach dem Verlaufe kurzer Zeiten und ebenso die Quantitäten des aufgenommenen Sauerstoffs und der ausgegebenen Kohlensäure genau kennen; das leisten aber die vorliegenden Beobachtungen in keinem Falle und es wäre eine unfruchtbare Mühe, aus den nur praeter propter giltigen Zahlen irgend ein endgiltiges Urtheil über den schrittweisen Verlauf der durch die Athmung bewirkten chemischen Processe herleiten zu wollen. Die chemische Einwirkung des Sauerstoffs auf die Letzteren kann dabei eine vielfach vermittelte sein, sie kann den Anstoss zu einer langen Reihe von chemischen Processen geben, die endlich zur Kohlensäurebildung führen; der erste Angriff, den die Sauerstoffatome auf die Kohlehydrate und Fette in der Zelle üben, braucht nicht sogleich Kohlensäure und Wasser zu erzeugen, sondern es kann zwischen dem ersten Angriff und der endlichen Verbrennung von Kohlenstoff zu Kohlensäure eine Reihe von Spaltungen, Substitutionen u. s. w. sich einschieben. Wenn man diesen Vorgang aber in einer noch so verwickelten Form sich vorstellt, so kann er dennoch, ohne dass man dem wissenschaftlichen Sprachgebrauch zu

1) Bei Meyen, Physiol. II. 158.

2) Das Teigwerden der Früchte kann nicht mehr zu den Lebensvorgängen gerechnet werden; die dabei statthabenden Gasumsetzungen sind von Cahours und Chatin mehrfach erörtert in Comptes rendus 1864. T. 58. p. 495, 576 und 653.

nahe träte, als Verbrennung bezeichnet werden. Auch bei der gewöhnlichen Verbrennung organischer Körper mit dem Sauerstoff der Luft werden Kohlensäure und Wasser nicht ohne mannichfache den Umständen entsprechende Zwischenbildungen erzeugt.

Die schon in unserer ersten Abhandlung mitgetheilten Analysen Boussingault's[1]) zeigen bei den im Finstern gekeimten Pflanzen gegenüber den Samen, aus denen sie sich entwickelten, einen Verlust an organischer Substanz von 52,9 Proc. (Erbsen), 42 Proc. (Weizen), 45 Proc. (Mais), und dieser Verlust vertheilt sich derart, dass der aus der organischen Substanz ausgetretene Sauerstoff gerade hinreicht, mit dem ebenfalls ausgetretenen Wasserstoff Wasser zu bilden; der Kohlenstoff (im Verlust), der zweifellos als Kohlensäure austrat, musste demnach durch den eingeathmeten Sauerstoff verbrannt sein. Oudemans und Rauwenhoff[2]) haben die Wasserbildung bei der Keimung schon 1859 beobachtet, und nach ihnen wird der dazu nöthige Sauerstoff zum Theil von der Pflanzensubstanz selbst, zum Theil aber auch von der Atmosphäre geliefert.

Die Wirkung des eingeathmeten Sauerstoffs auf die Pflanzensubstanz braucht aber nicht immer bis zur Bildung von Kohlensäure und Wasser fortzuschreiten; es kann ein Theil des eingenommenen Sauerstoffs in die Zusammensetzung einer Pflanzenverbindung selbst eintreten und so deren Gewicht vermehren: so bleibt nach Th. de Saussure ein Theil des eingeathmeten Sauerstoffs bei der Keimung fettreicher Samen im Gewebe zurück, wo sich auf Kosten des Fettes Zucker (und wie ich gezeigt habe), Stärke und andere sauerstoffreichere Verbindungen (Säuren) bilden; und Fleury's[3]) neueste Analysen (die sonst viel zu wünschen übrig lassen) zeigen wenigstens, dass die Substanz der keimenden fettreichen Samen in der That procentisch reicher an Sauerstoff wird. Zu derartigen Zwecken wird aber auch bei den fettreichen Samen nur ein Theil des eingeathmeten Sauerstoffs benutzt, ein anderer Theil tritt als Kohlensäure unter Verminderung des Gesammtgewichts der Trockensubstanz wieder aus.

Unter dem Anstoss, den die Affinität des Sauerstoffs auf complexere Gewebestoffe ausübt, können diese sich aber auch derart zersetzen, dass während ein Theil ihres Kohlenstoffes als Kohlensäure entweicht, sauerstoffärmere Verbindungen zurückbleiben. Als Beispiel dafür kann man die Vorgänge bei der Alkoholgährung des Zuckers betrachten. Während der Gährungspilz einerseits unverbundenen Sauerstoff, anderseits die ihn umgebende Zuckerlösung in sich aufnimmt und Zellstoff bildet, zerfällt die letztere in Alkohol, Bernsteinsäure und Glycerin (sauerstoffarme Verbindungen) und zugleich bildet sich Kohlensäure, welche entweicht. Eine gewisse Analogie mit diesem Vorgang bietet das Auftreten grösserer oder geringerer Mengen von Gerbstoffen bei der Keimung solcher Samen, welche vorher keine Spur davon enthielten[4]); wahrscheinlich liefert der bei der Keimung entstehende Zucker (der sich aus Fett oder Stärke bildet) das Material zur Erzeugung dieser Gerbstoffe, die sich durch ihre Sauerstoffarmuth dem Zucker gegenüber auszeichnen, während gleichzeitig Kohlensäure ausgeathmet wird. Möglicherweise verdanken die ätherischen Oele ihre Entstehung Vorgängen von dieser Kategorie. — Rochleder (Chem. u. Phys. d. Pflanzen. 1858, p. 113 und 151) will sogar alle aus den athmenden Pflanzen austretende Kohlensäure nur durch Spaltungen und Substitutionsvorgänge, welche der eintretende Sauerstoff anregt, erklärt wissen.

---

1) Boussingault in Comptes rendus. 1864. T. 58. p. 883.

2) Cit. bei Gries in Recherches anat. et phys. s. l. germination 1864. Paris. p. 14.

3) Fleury, Ann. de chimie et de phys. 1865. T. IV. p. 52 ff.

4) Vergl. Sachs: »Ueber das Auftreten der Stärke bei der Keimung ölhaltiger Samen.« Bot. Zeitg. 1859. p. 177. Keimungsgeschichte der Schminkbohne (Sitzungsberichte der kais. Akad. d. Wiss. Wien 1859) und Keimung der Dattel, Bot. Zeitg. 1862.

Die in der lebenden Zelle stattfindenden Vorgänge stehen unter dem Einfluss eigenthümlicher Kräfte, welche aus der chemischen Zusammensetzung und molecularen Structur des Protoplasmas hervorgehen, und es ist wahrscheinlich, dass auch die Athmung und die dadurch angeregten chemischen Processe durch das Protoplasma vermittelt werden. Die Ausgiebigkeit der Athmung steigt mit zunehmender Energie der Wachsthumsvorgänge, die immer und unzweifelhaft zunächst von dem Protoplasma ausgehen; wenn die Zellhäute sich bilden und wachsen, so wird der Zellstoff auf der Oberfläche des Protoplasmas ausgeschieden, während Zucker, Stärke, Fette u. s. w. aus dem Zelleninhalt verschwinden; sie vermengen sich offenbar auf's Innigste mit dem Protoplasma und erfahren, während ihre Molecüle zwischen denen des letzteren sich aufhalten, die Veränderung, durch welche sie in Zellstoff übergeführt werden; möglich, dass gerade bei dieser Gelegenheit der eingeathmete Sauerstoff, der ja doch nothwendig durch das Protoplasma hindurch diffundiren muss, seine Einwirkung auf jene übt. Garreau[1]) zeigte, dass die Kohlensäureausscheidung der sich entfaltenden Knospen bei gleichem Trockengewicht viel ausgiebiger ist, als die der schon entfalteten Blätter; die ersteren sind aber procentisch reicher an Protoplasma (Eiweissstoffen) als diese. — Dass auch die eiweissartigen Substanzen selbst bei der Athmung tief greifende Zersetzungen erleiden, ist wenigstens wahrscheinlich. Das Auftreten des Asparagins bei der Keimung kann kaum anders, als aus einer ziemlich weitgehenden Zersetzung derselben hergeleitet werden[2]), und nach einer neueren Arbeit von Dr. A. Hosaeus[3]) sollen bei der Keimnng Ammoniak und Salpetersäure im Gewebe entstehen (ohne aus diesem zu entweichen), deren Stickstoffgehalt sich zunächst auf keine andere Quelle, als auf die Eiweissstoffe des Keims zurückführen lässt, woraus also eine tiefgreifende Zersetzung eines Theils dieser Stoffe zu folgern wäre; doch ist dabei noch viel Unbestimmtes. Jedenfalls führten diese Vorgänge zu keinem wirklichen Verlust an Stickstoff für die Pflanze, da der absolute Gehalt der Gewebe an diesem Element bei der Keimung nach den übereinstimmenden Angaben Boussingault's, Oudeman's, Rauwenhoff's und Fleury's nicht vermindert wird. Dem mit der Athmung zusammenhängenden Austritt von Kohlenstoff und Wasserstoff entspricht kein Verlust an Stickstoff.

§ 78. **Bedeutung der Athmung.** Die Analogie der Athmung der Pflanzen mit der der Thiere, ist seit Saussure von verschiedenen Forschern hervorgehoben worden, und dies mit Recht. Die chlorophyllfreie Pflanze, der noch unbelaubte Keim, die sich entfaltende Knospe können in ihrem Stoffwechsel mit einem im Wachsthum begriffenen Thier verglichen werden; ein pflanzenfressendes Thier lebt genau von denselben Stoffen, es benutzt die Eiweissstoffe, Kohlehydrate und Fette, welche die Pflanze zum Aufbau ihrer eigenen Organe angehäuft hatte, für sich zu demselben Zweck; die Einwirkung des in die Gewebe eindringenden Sauerstoffs wird daher in beiden, wenn auch nicht gleich, doch ähnlich sein, und diese Aehnlichkeit würde gewiss deutlicher hervortreten, wenn man die Pflanzen in dieser Hinsicht mit kaltblütigen und sich wenig bewegenden Thieren vergliche. Die Sauerstoffaufnahme ist für beide unerlässlich zur Unterhaltung der inneren Arbeiten (chemische Umsetzungen, moleculare Bewegungen), beide bilden dabei Kohlensäure (und Wasser), beide erzeugen dabei Wärme, und werden nothwendig substanzärmer, leichter: eine beständig im Finstern vegetirende Pflanze verhungert in demselben Sinne und durch dieselben allgemeinen Ursachen, wie ein Thier verhungert; bei beiden schreitet der Umsatz der Körpersubstanz unter Substanzverlust durch die Wirkung des Sauerstoffs

1) Garreau, Ann. des sc. nat. 1851. T. 16. p. 271 ff.
2) Boussingault, Comptes rendus. 1864. T. 58. p. 917.
3) Hosaeus in Zeitschrift für deutsche Landwirthe von E. Stöckhardt. 1864. p. 346.

fort, auch wenn die Pflanze durch Dunkelheit verhindert ist, in ihren grünen Theilen selbst neue verbrennliche Substanz zu erzeugen, oder das Thier durch Aufnahme von solcher den Verlust zu decken.

Der Process, den ich übereinstimmend mit Garreau ausschliesslich als Athmung bezeichne, nämlich die Aufnahme von atmosphärischem Sauerstoff unter Bildung von Kohlensäure (und Wasser), ist in jeder Beziehung wesentlich verschieden von dem Assimilationsprocess der chlorophyllhaltigen Zellen, welcher die von aussen aufgenommene Kohlensäure unter Sauerstoffabscheidung nach aussen zersetzt. Dieser letztgenannte Vorgang ist die Grundlage des ganzen Ernährungsprocesses chlorophyllhaltiger Pflanzen, insofern durch ihn die organischen Verbindungen auf Kosten von Kohlensäure und Wasser gebildet werden; der Assimilationsprocess schafft neue organische Substanz aus unorganischem Material, der Athmungsprocess zerstört einen Theil derselben, jener vermehrt das Gewicht der organischen Masse, diese vermindert es; die Zersetzung der Kohlensäure (und des Wassers) unter Sauerstoffausscheidung findet nur in den chlorophyllhaltigen Zellen und auch in diesen nur dann statt, wenn sie von hinreichend intensivem Licht bestimmter Brechbarkeit getroffen werden; die Athmung ist völlig unabhängig von diesen Bedingungen, sie findet in allen Zellen ohne Ausnahme und beständig statt, so lange diese überhaupt in Lebensthätigkeit begriffen sind; bei dem Assimilationsprocess, dessen äusseres Zeichen die Sauerstoffabscheidung ist, müssen starke chemische Verwandtschaften überwunden, feste chemische Verbindungen getrennt werden, dazu sind offenbar andere Kräfte nöthig, welche jene chemischen Kräfte überwinden, diese überwindenden Kräfte liefert das Licht, wenn es auf chlorophyllhaltiges lebendes Protoplasma fällt; bei der Athmung dagegen treten die dort überwundenen chemischen Kräfte wieder in ihr Recht ein; die durch Assimilation erzeugten Verbindungen des Kohlenstoffs mit Wasserstoff, Sauerstoff, Stickstoff und Schwefel sind labiler Natur, in ihnen machen sich die chemischen Affinitäten nicht in voller Kraft geltend; der atmosphärische Sauerstoff überwindet ihren Zusammenhang, indem er auf den Wasserstoff und Kohlenstoff dieser Verbindungen seine ganze chemische Anziehung geltend macht, und führt einen Theil der Atome jener Verbindungen in die stabilere Form von Kohlensäure und Wasser zurück. — Einen radicaleren Gegensatz kann es in der Natur kaum geben, als den zwischen jenem Assimilationsprocess und der Athmung, und es erscheint daher ungerechtfertigt, beide Vorgänge als Athmung zu bezeichnen, wie es in unserer Zeit noch vielfach geschieht; man weiss dafür keinen besseren Grund anzuführen als den, dass es sich in beiden Fällen um einen Gasaustausch der Pflanze mit der Umgebung handelt; will man diesen rein äusserlichen, das Wichtige übersehenden Grund durchaus gelten lassen, so ist dagegen zu sagen, dass ein solcher, das Heterogenste vermengender Sprachgebrauch, nicht nur auf unklaren Vorstellungen selbst beruht, sondern auch bei denen, die ihn üben, zu weiteren Unklarheiten führt. Zu sagen, eine Pflanze athmet, wenn sie am Licht Kohlensäure zersetzt, ist thatsächlich ebenso sonderbar, wie wenn man von einem Thier, das soeben frisst, aussagen wollte, es athme seine Nahrung ein. Jener Sprachgebrauch wird dadurch nicht besser, sondern noch verwirrender und unklarer, wenn man die beiden Thätigkeiten der Pflanze als Tages- und Nachtathmung unterscheidet; das Wesentliche der Sauerstoffabscheidung unter Kohlensäurezersetzung liegt

nicht darin, dass sie am Tage stattfindet, sondern darin, dass sie ausschliesslich am Licht in den chlorophyllhaltigen Organen vor sich geht, beide Merkmale sind untrennbar. Die Kohlensäurebildung unter Sauerstoffaufnahme, was man als Nachtathmung bezeichnet, findet aber nicht nur in der Nacht, sondern bei erhöhter Temperatur noch lebhafter am Tage statt, der Wechsel von Tag und Nacht hat keine wesentliche Beziehung zu diesem Vorgang. Die Nöthigung zu dieser absolut falschen Bezeichnung fällt weg, so wie man sich entschliesst, als Athmung der Pflanze eben nur den Vorgang zu bezeichnen, den sie mit dem Thier gemein hat, und der bei diesem dieselbe Benennung führt. — Einem alten und tiefsinnigen Sprachgebrauche gemäss, ist man gewohnt, das Athmen als das erste und unentbehrlichste Merkmal des Lebens zu betrachten, und die Wissenschaft hat sicher keinen Grund, von dieser Ansicht abzugehen. Die Athmung besteht unzweifelhaft in der Einwirkung der chemischen Kraft des Sauerstoffs auf die das Leben der Pflanze tragenden Verbindungen; der Satz lässt sich aber nicht umkehren; nicht jede Einwirkung des Sauerstoffs auf Pflanzenstoffe ist Athmung. Das lebende Protoplasma ist unter dem Einfluss des eingeathmeten Sauerstoffs beweglich, die lebende Keimpflanze und Knospe entwickelt sich nach einem bestimmten Gesetz, die darin enthaltenen Stoffe werden unter dem Einfluss des eingeathmeten Sauerstoffs nach ganz bestimmten, jeder Pflanze specifisch eigenen Normen zu Metamorphosen angeregt; wird aber das Protoplasma, der Keim, die Knospe durch Kälte oder Hitze, durch Gifte u. s. w. plötzlich getödtet, so sind die Stoffe in der Pflanze und der darauf wirkende Sauerstoff noch dieselben wie vorhin, aber die Wirkung des letzteren auf jene wird nun eine wesentlich andere; das getödtete Protoplasma bewegt sich nicht nur nicht mehr unter dem Einfluss des Sauerstoffs, die Keime und Knospen wachsen nicht nur nicht weiter, sondern der Sauerstoff dient nun dazu, die eingetretene Zerstörung noch weiter zu vollenden. In der lebenden Zelle kamen eben nicht blos die Stoffe und chemischen Verbindungen, sondern auch die räumliche Lagerung der Molecüle wesentlich in Betracht, ist diese letztere und mit ihr derjenige Verlauf der Processe, den wir Leben nennen, zerstört, so nimmt auch der chemische Process eine andere Wendung. Das Wesen der Athmung liegt also nicht sowohl darin, dass der Sauerstoff seine chemischen Kräfte auf Pflanzenstoffe geltend macht, sondern darin, dass er sie in der lebenden Zelle, d. h. unter ganz bestimmten Bedingungen geltend macht. Es erscheint daher passend, nur die Einwirkung des Sauerstoffs auf lebende Zellen als Athmung zu bezeichnen, und für alle diejenigen Oxydationsvorgänge, welche an isolirten Pflanzenstoffen, an todten Zellen u. s. w. eintreten, die Bezeichnungen der chemischen Kunstsprache beizubehalten. Von dem Begriff der Athmung schliesse ich daher aus, alle Einwirkungen des Sauerstoffs auf fertiges Holz und auf Auswurfstoffe, die dem Leben nicht mehr unmittelbar dienen, wie die ätherischen Oele, Harze, manche Gummiarten u. s. w.

Die durch Athmung bewirkte Bildung von Kohlensäure (und Wasser) ist nothwendig mit der Zerstörung eines wenn auch kleinen Theiles der durch Assimilation erworbenen Pflanzensubstanz verbunden. Dieser Zerstörungsprocess müsste als eine unzweckmässige Einrichtung im Organismus erscheinen, wenn es überhaupt nur allein auf Vermehrung der Stoffmasse ankäme. Allein das Leben der Pflanze ist so wie das des Thiers zusammengesetzt aus innerer und

äusserer Arbeit, aus Bewegungen, welche die Atome und Molecüle ausführen, wobei ihre gegenseitigen Anziehungen, oft äussere Widerstände zu überwinden sind. Die Athmung liefert einen grossen Theil der Kräfte zu diesen inneren und äusseren Arbeiten. Sind durch den Assimilationsprocess die Kohlehydrate, Fette, Eiweissstoffe einmal gebildet, sind sie im Samen, in der Knospe oder sonst in einem Reservestoffbehälter aufgespeichert, so wäre nicht einzusehen, warum sie nun wieder in Bewegung übergehen sollten, warum neue chemische Verbindungen aus ihnen sich bilden, warum ihre Molecüle sich fortbewegen, warum das Protoplasma seine Strömung beginnen, durch Theilung neue Zellen u. s. w. erzeugen sollte, wenn nicht neu hinzukommende Kräfte jene oft jahrelange Ruhe in Bewegung umwandelten. Wir wissen zwar, dass ohne Wärme und Wasser diese Ruhestörung nicht erfolgt, aber auch, dass sie, wenn Wärme und Wasser hinreichend vorhanden sind, dennoch nicht erfolgt, wenn nicht beständig Sauerstoff von aussen hinzutritt. Durch die chemische Einwirkung des Letzteren auf die sauerstoffarmen Assimilationsproducte werden diese gespalten, metamorphosirt, ein Theil des Kohlenstoffs und Wasserstoffs verbrannt, d. h. es werden die Atome und Molecüle in Bewegung gesetzt, es wird Wärme frei, und wohl auch elektrische Störungen bewirkt. Die neu entstandenen Verbindungen werden chemische und moleculare Kräfte auf ihre Umgebung geltend machen; es entstehen aus unlöslichen Verbindungen solche, die sich im Wasser auflösen, und damit wird zunächst eine verwickelte Reihe von Diffusionsvorgängen eingeleitet, die ohne den vorgängigen chemischen Process nicht möglich gewesen wären. Die Diffusion, die Endosmose und Quellung führt ihrerseits die Erscheinungen der Gewebespannung herbei, wodurch die Internodien und Blätter ihre Richtung gewinnen, oft sind die dabei entwickelten Kräfte gross genug, schwere Erdschollen durch Keimpflanzen, ein namhaftes Gewicht überhängender Organe durch den sich aufrichtenden Stamm emporzuheben. Die chemische Kraft des eingeathmeten Sauerstoffs stört beständig die Ruhe des Gleichgewichts der chemisch verbundenen Atome und giebt so zu Umlagerungen derselben und zu verschiedenen Kraftäusserungen den Anlass: der Sauerstoff liesse sich insofern vergleichen mit der Feder eines Uhrwerks, deren Spannkraft die Theile in Bewegung setzt.

Der äusserlich erkennbare Unterschied zwischen Athmung und Sauerstoffabscheidung, den man in neuerer Zeit durch die unpassenden Worte nächtliche und tägliche Athmung zu bezeichnen pflegt, wurde schon von Ingenhouss klar erkannt[1]; er habe entdeckt, sagt er, dass alle Vegetabilien unaufhörlich einen grossen Theil der sie umgebenden Luft in Kohlensäure verwandeln; die Wurzeln, Blättchen und Früchte thun es beständig, selbst im Sonnenschein; nur die grünen Blätter und Sprossen hören auf, dies zu thun, wenn sie vom Sonnenschein oder hellen Tageslicht getroffen werden, sie hauchen alsdann eine beträchtliche Menge Sauerstoff aus. Diese vollkommen richtige Darstellung lässt die moderne Bezeichnung sofort als unzutreffend erscheinen, auch wenn man nicht auf die physiologische Bedeutung beider Processe zurückgeht. Eine theoretisch tiefer eindringende Bearbeitung des Unterschiedes der Sauerstoffaufnahme und Sauerstoffabscheidung lieferte zuerst Dutrochet[2],

1) J. Ingenhouss, »Ueber Ernährung der Pflanzen und Fruchtbarkeit des Bodens«; übers. von G. Fischer. Leipzig 1798. p. 57. Derselbe vertheidigte auch schon die Ansicht (p. 79), dass die Pflanzen den Kohlenstoff aus der zersetzten Kohlensäure gewinnen.

2) Dutrochet, Mém. I. 360 und 419.

obgleich er die letztere auch mit unter den Begriff der Athmung stellt; dafür aber hat er eine klare Vorstellung von dem radicalen Gegensatz beider Vorgänge, der durch den neueren Sprachgebrauch völlig verwischt wird. Er vergleicht in sehr passender Weise die Athmung der Pflanzen mit der der Insecten, indem sie gleich diesen den Sauerstoff in ihre pneumatischen Organe aufnehmen und in alle ihre Körpertheile hinführen; es bestehe aber zwischen Pflanzen und Thieren der Unterschied, dass die letzteren ihren Respirationsbedarf an Sauerstoff ausschliesslich aus der Umgebung schöpfen, während dagegen die grünen Pflanzen am Licht respirirbaren Sauerstoff selbst produciren; indem sie aber weit mehr davon entbinden, als sie zur Athmung brauchen, lassen sie den Ueberschuss in die Luft hinaustreten. Während der Nacht absorbiren dieselben Pflanzen den atmosphärischen Sauerstoff, was er unpassend als subsiäre Athmung bezeichnet, da dies weit eher von jener auszusagen wäre. Auch Meyen hatte das Verhältniss der beiden entgegengesetzten Vorgänge schon begriffen[1]; die Pflanzen, sagt er, athmen beständig sowohl im Dunkeln als im Schattenlicht Sauerstoff ein, und dieser dient zur Bildung von Kohlensäure, welche beständig ausgeathmet wird; hierin stimmt also die Respiration der Pflanze mit der der Thiere überein; nur das Verhalten der Pflanzen am Sonnenlicht bietet Erscheinungen dar, welche die Respiration derselben so complicirt machen; »die fortwährende Zersetzung der Kohlensäure im Licht, fährt er fort, und die dabei erfolgende Ausathmung von Sauerstoff, scheint mir ganz unabhängig von der eigentlichen Respiration zu sein, eine Meinung, welche schon Herr Link vor langer Zeit ausgesprochen hat.« Der fernere Zusatz, die Zersetzung der Kohlensäure am Licht sei als ein Theil des wirklichen Ernährungsprocesses anzusehen, ist richtig, ganz falsch aber die Begründung desselben (weil das Chlorophyll dadurch gebildet werde). Die erste vollkommen zutreffende Darstellung der Athmung und der Assimilation nach dem damals vorliegenden Beobachtungsmaterial wurde mit gewohnter Klarheit von H. v. Mohl (die vegetabil. Zelle in Wagner's Handwörterbuch p. 242—244) gegeben.

b. Wärmebildung.

§ 79. Zur Orientirung. Die in jeder lebenden Zelle sich vollziehenden chemischen Processe, welche mit der Aufnahme von Sauerstoff beginnen und mit der Bildung von Kohlensäure (und Wasser) endigen, erzeugen Wärme[2]. Daraus folgt aber keineswegs, dass sie auch jederzeit eine höhere Temperatur des Gewebes erzeugen müssten; dies hängt vielmehr davon ab, ob die erwärmenden Vorgänge ausgiebiger sind als die abkühlenden; die letzteren sind theils solche, wodurch Wärme verbraucht, theils solche, wodurch sie der Pflanze entführt wird; jenes geschieht in überwiegendem Maasse durch die Sauerstoffausscheidung chlorophyllhaltiger Organe am Licht und durch die Verdunstung, dieses durch Ausstrahlung und Fortleitung der Wärme; diese drei abkühlenden Vorgänge sind um so wirksamer, je grösser die Flächenentwickelung der wärmebildenden Organe sich gestaltet, und sie können in vielen Fällen so ausgiebig wirken, dass trotz der wirklich entwickelten Wärme, das Organ dennoch eine geringere Temperatur als seine Umgebung zeigt. Es kommt noch ein Umstand hinzu, der in den allermeisten Fällen, selbst dann, wenn jene abkühlenden Vor-

1) Meyen, Physiol. II. 162.

2) Ich hebe diese Vorgänge allein als Wärmequelle hervor, weil sie als solche unzweifelhaft sind; man könnte aber gewiss noch zahlreiche andere Vegetationsprocesse, die mehr local und temporär thätig sind, hier in Betracht ziehen: aus gelösten Stoffen bilden sich feste Aggregate, wobei Wärme »frei werden« muss; dafür werden in den Geweben aber auch feste Stoffe gelöst, wobei Wärme »gebunden«, für die innere Arbeit verbraucht wird.



gänge auf ein Minimum reducirt sind, die Temperaturerhöhung durch eigene Wärmeentwickelung nur schwach hervortreten lässt: in den meisten Pflanzentheilen ist eine überaus grosse Menge von Vegetationswasser enthalten, während die festen und gelösten Verbindungen, deren Umsatz die Wärmequelle darstellt, einen nur geringen Procentsatz der ganzen Masse des Organs ausmachen. Wenn nun auch der chemische Process mit grosser Energie Wärme erzeugt, so wird diese sich sofort in dem Vegetationswasser verbreiten; da nun die Wärme erzeugende Stoffmasse gering, die zu erwärmende Wassermasse sehr gross ist und noch dazu eine grosse Wärmecapacität besitzt, so wird das erzeugte Wärmequantum doch nur einen sehr geringen Temperatureffect hervorbringen, der sehr leicht durch die abkühlenden Einflüsse überwogen werden kann. In ähnlichem Sinne wirkt ein zweiter Umstand: es ist nämlich theoretisch gewiss und durch directe Beobachtung erwiesen, dass die wärmeerzeugenden Processe am lebhaftesten in solchen Zellen wirken, in denen ein rascher Stoffumsatz thätig ist; solche lebhaft vegetirende Zellen oder Zellenmassen sind aber häufig eingeschlossen zwischen relativ unthätigen Geweben; so findet sich bei den höher entwickelten Pflanzen das Cambium, Gitterzellengewebe und thätige Rindenparenchym eingeschlossen einerseits vom Holz, durch welches der Wasserstrom emporsteigt, der seinerseits wie ein Wärmeregulator wirkt, während anderseits die äusseren Rindeschichten, zwar schlechte Wärmeleiter, doch der Luft, oft selbst dem umspülenden Wasser die in tiefer liegenden Schichten erzeugte Wärme zuleiten. Ein an sich geringes Wärmequantum könnte die Temperatur einzelner Zellen, in denen es erzeugt wird, sehr bedeutend erhöhen, dies wird aber dadurch in den meisten Fällen unmöglich, dass jenes sich durch Leitung auf grössere Gewebemassen vertheilt. Ausser diesen im Object selbst liegenden Bedingungen, welche dahin streben, die Verwendung wirklich entwickelter Wärmemassen zur Steigerung der Gewebetemperatur zu hindern, treten nun aber dem Beobachter noch zahlreiche Schwierigkeiten entgegen, die mehr in der Natur der thermometrischen Apparate liegen.

Nach dem Allen kann es nicht auffallen, wenn trotz der Thatsache, dass im Pflanzengewebe beständig Wärme erzeugt wird, dennoch die Beobachtung einer Temperaturerhöhung der Organe, mit wenigen Ausnahmen, zu den schwer constatirbaren Erscheinungen gehört. Unter solchen Umständen muss man sich auch einstweilen mit dem Nachweis begnügen, dass überhaupt zuweilen bedeutende, in vielen anderen Fällen kleine Temperaturerhöhungen durch selbsterzeugte Wärme in den Geweben stattfinden; sehr häufig wird der angegebene Temperaturgrad weit hinter dem wahren Werth zurückbleiben. Als letztes Ziel derartiger Bestrebungen muss aber die Bestimmung der in einer gegebenen Gewebemasse in gegebener Zeit wirklich erzeugten Wärmequantität[1]) festgehalten werden; erst diese kann zu einer tieferen Kenntniss der Erscheinungen führen; bis jetzt fehlt es aber an hinreichend genauen Versuchen zu einer derartigen Bestimmung.

Bei der Darstellung der Literatur dieses Gegenstandes übergehe ich die Angaben, welche die Constatirung einer Wärmeerzeugung im Holzkörper der Bäume zum Zweck haben; es

---

1) J. Sachs, »Ueber eine Methode, die Quantitäten der vegetabilischen Eigenwärme zu bestimmen« (Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wiss. Wien 1858. Bd. 26. p. 326): das Wesentliche davon wurde schon in dem Abschnitt über Transpiration mitgetheilt.

ist allerdings gewiss, dass die beständige Zersetzung der Holzzellen geringe Quantitäten von Wärme entwickeln muss, aber diese äusserst langsame Wärmebildung findet hier in einem todten Gewebe statt und hat keine unmittelbare Beziehung zum Vegetationsprocess, ist also nicht Gegenstand der Pflanzenphysiologie; zudem ist der Holzkörper bei den verwickelten Wirkungen der Wärmeleitung, deren Kenntniss wir vorzugsweise Krutzsch[1]) verdanken, und bei der ihn beständig durchsetzenden Wasserströmung das allerungeeignetste Object, wenn es darauf ankommt, sehr kleine Temperaturwirkungen des chemischen Processes in den Geweben durch thermometrische Beobachtung darzuthun.

§ 80. Wärmeerzeugung in Blüthen. Die Blüthen, und zumal die Geschlechtsorgane zeichnen sich, wie wir gesehen haben, durch Aufnahme grosser Sauerstoffmengen und energische Kohlensäurebildung aus. Die durch diesen Verbrennungsprocess erzeugte Wärmequantität ist in manchen Fällen gross genug, die Temperatur der Gewebe um viele Grade über die der Umgebung zu steigern, besonders dann, wenn die wärmebildenden Organe eine compacte Masse von geringer Oberfläche bilden; diese begünstigende Bedingung zeigt vor Allem der Kolben der Aroideen, und an diesem war es auch, wo die Wärmeproduction lebender Pflanzen zuerst von Lamarck 1777 entdeckt wurde. Mit wenigen Gegenständen der Pflanzenphysiologie haben so zahlreiche Beobachter seit etwa 60 Jahren sich beschäftigt wie mit diesem, und wenn die Beobachtungen auch noch viel in Bezug auf Methode und Ausführung zu wünschen lassen, so gewähren sie zusammengenommen doch schon ein ziemlich klares Bild der Vorgänge.

I. Selbsterwärmung des Kolbens der Aroideen.

Die Beobachter stimmen darin überein, dass die Erwärmung des Spadix mit der Entfaltung der Spatha beginnt und während der Zeit des Geschlechtslebens fortdauert. Die verschiedenen Regionen sind gleichzeitig in verschiedenem Grade erwärmt, der Gipfel des Kolbens und die Antheren scheinen der Sitz der ausgiebigsten Wärmeerzeugung zu sein. Wenn der Zustand mehrere Tage anhält, so macht sich eine tägliche Periode derart geltend, dass die Temperatur der Geschlechtsorgane bis zu einer bestimmten Tagesstunde sich steigert, ein Maximum erreicht und dann wieder sinkt, um am folgenden Tage abermals in ähnlicher Art auf- und abzuschwanken. Die Tagesstunde, zu der das Maximum eintritt, scheint bei verschiedenen Species und bei derselben Art je nach Umständen sehr verschieden zu liegen; bei Arum cordifolium (Colocasia odora) soll Hubert auf Bourbon das Maximum der Selbsterwärmung vor Sonnenaufgang beobachtet haben, bei Caladium pinnatifidum soll es am Abend eintreten[2]); nach Senebier und Dutrochet kann bei Arum maculatum die höchste Temperatur zwischen Morgen und Abend zu sehr verschiedenen Stunden eintreffen; dagegen fanden Ad. Brogniart, Vrolik und De Vriese, dass sie sich bei Colocasia odora regelmässig Nachmittags einstellt; die Letzteren scheinen dabei übersehen zu haben, was aus ihren Tabellen erhellt, dass die Temperaturschwankung des Kolbens dieser Art mit den Schwankungen der Lufttemperatur fast genau gleichen

1) Vergl. unsere 2. Abhandlung und ferner eine gute Arbeit von Rameaux in Ann. des sc. nat. 1843. T. XIX. p. 5 ff.

2) Vrolik und De Vriese in Ann. des sc. nat. 1836. T. V. p. 140.



Schritt hält. Nach Dutrochet's Angaben ist es aber sehr wahrscheinlich, dass ausserdem eine in der Pflanze selbst liegende noch unbekannte Ursache den periodisch wechselnden Betrag der Eigenwärme bestimmt.

Dass die Ursache der Selbsterwärmung des Kolbens in einem Verbrennungsprocess, der mit der Aufnahme von Sauerstoff beginnt und mit der Ausscheidung von Kohlensäure endigt, zu suchen sei, wurde schon von Senebier vermuthet, von Th. de Saussure mit Bestimmtheit angenommen, durch seine, Vrolik's, De Vriese's, Hubert's und Garreau's Untersuchungen zur höchsten Wahrscheinlichkeit erhoben. Vrolik und De Vriese zeigten, dass die Erwärmung im reinen Sauerstoffgas lebhafter ist, als in der atmosphärischen Luft, dass sie in reinem Stickgas und in Kohlensäure dagegen erlischt; Saussure hatte schon vorher erkannt, dass die am stärksten erwärmten Organe des Kolbens auch am meisten Kohlensäure bilden, und Garreau that später dar, dass die Steigerung und das Sinken der Eigenwärme mit einer entsprechenden Vermehrung und Verminderung der Kohlensäurebildung in der Zeiteinheit verbunden ist. — Eine der Substanzen, welche das Material zur Verbrennung und zur schliesslichen Bildung von Kohlensäure (und wahrscheinlich auch der von Wasser) hergeben, scheint das Amylum zu sein; dasselbe findet sich nach meinen Beobachtungen an Arum maculatum vor der Entfaltung des Spatha in überaus grossen Mengen im Parenchym der Keule und der übrigen Theile des Kolbens, verschwindet aber aus ersterer und den männlichen Organen während der Befruchtungszeit fast vollständig.

α) Die periodische Temperaturschwankung des Kolbens wurde zuerst von Senebier[1]) bei Arum maculatum beobachtet; er applicirte eine kleine Thermometerkugel an den Kolben der in Erde stehenden Pflanze, welche vor dem Sonnenlicht geschützt war und giebt beispielsweise folgende Tabelle:

Stunde.	Temperatur der Luft.	Temp. des Kolbens.
3 p. m.	15,6	16,1
5 »	14,7	17,9
5¾ »	15	19,8
6¼ »	15	21,0
6¾ »	14,9	21,8
7 »	14,3	21,2
9¼ »	15	18,5
10½ »	14	15,7
5 a. m.	14,1	14,1

Senebier setzt hinzu, er habe das Maximum der Wärme immer zwischen 6 und 8 Uhr Abends beobachtet. Dagegen sagt Dutrochet[2]), der eine wesentlich andere Beobachtungsmethode anwandte, das Maximum der Eigenwärme könne von Morgens 8 Uhr bis Mittag variiren. Die Zweifel, die man, wie ich unten zeigen werde, über Dutrochet's Beobachtungsmethode hegen muss, wenn es sich um sehr kleine Temperaturunterschiede handelt, fallen hier, wo grosse Differenzen zu beobachten sind, nicht weiter in's Gewicht, und seine an Arum maculatum gemachten Beobachtungen haben einen Vorzug, der allen anderen ähnlichen mangelt; sie sind zum Theil bei einer fast constanten Lufttemperatur gemacht, so dass die Schwankungen der Eigenwärme als unabhängig von der Temperatur der Luft an-

1) Senebier, Physiol. végét. III. 315.
2) Dutrochet, Ann. des sc. nat. 1840. T. XIII. p. 1 ff.



gesehen werden dürfen. Die Pflanzen, deren Blüthen er beobachtete, waren mit Ballen in Töpfe versetzt, und die eine Spitze der thermoelektrischen Nadel wurde in den zu untersuchenden Theil des Spadix gestossen, die andere Spitze blieb ausserhalb und war mit Papier umwickelt. Die Pflanzen waren nicht vor Transpiration geschützt, und der von der thermoelektrischen Nadel angegebene Temperaturüberschuss der Kolbentheile musste um den Betrag der Verdunstungskälte zu gering gefunden werden. Von seinen Tabellen nehme ich hier drei auf, welche die Eigenwärme der Keule des Kolbens, der männlichen und weiblichen Blüthen von Arum maculatum betreffen.

1) Am 2. Mai hatte sich die Spatha um 4 Uhr Abends völlig entfaltet;

Stunde.	Temperaturüberschuss der Keule.	Lufttemperatur.
4 p. m.	9,84° C.	15,5° C.
5½ »	10,40	15,7
6½ »	6,93	15,7
7 »	5,93	15,6
8 »	3,54	15,3
9 »	1,90	15,0
10 »	1,18	14,8

Am folgenden Tag blieb die Magnetnadel des thermoelektrischen Apparats auf 0° stehen und begann dann, der überwiegenden Verdunstungskälte entsprechend, in entgegengesetzter Richtung abzuweichen.

2) Am 7. Mai um 1 Uhr hatte sich die Spatha einer im Finstern stehenden Pflanze geöffnet, deren Antheren folgende Erwärmungen zeigten:

Tag.	Stunde.	Temperaturüberschuss der männlichen Organe.	Lufttemperatur.
7. Mai	9h 15′ p. m.	1,90° C.	17,1° C.
	10 p. m.	1,56	17,1
	2h Nacht.	1,34	17,1
8. Mai	7h a. m.	2,76	17,0
	8h a. m.	3,34	»
	8h 30′	3,68	»
	9h	4,27	»
	9h 45′	4,68	»
	10h 30′	4,90	»
	11h	4,68	»
	12h 15′ p. m.	4,48	»
	2h 30′ p. m.	2,76	»
	4h	1,90	»
	5h	1,75	»
	6h 30′	1,12	16,8
	8h	0,50	16,5
	9h	0,25	16,5

3) Am 4. Mai hatte sich die Spatha einer Pflanze um 2½ Uhr geöffnet: es wurde die Nadel in die weiblichen Blüthen geschoben.

Tag.	Stunde.	Temperaturüberschuss der weiblichen Blüthen.	Lufttemperatur.
4. Mai	2h 45′ p. m.	1,40°C.	14,5° C.
	3h 30′ p. m.	1,12	»
	4h 45′ p. m.	1,00	»



Tag.	Stunde.	Temperaturüberschuss der weiblichen Blüthen.	Lufttemperatur.
4. Mai	5^h 45′ p. m.	0,81°C.	14,5°C.
	7^h 15′	0,69	14,3
	9^h	0,50	14,1
	10^h	0,37	14,0
5. Mai	6^h a. m.	1,12	14,0
	7^h	1,62	14,0
	8^h	1,75	14,3
	9^h	1,50	14,7
	10^h	1,06	15,0
	11^h	0,93	»
	12^h	0,87	»
	1^h p. m.	0,81	»
	2^h	0,75	»
	3^h	0,56	15,2
	4^h	0,31	15,3
	5^h	0,25	15,4
	6^h	0,18	15,5
	7^h	0,12	15,3
	8^h	0,0	»
	9^h	— 0,12	»
	10^h	— 0,18	15,0

Während bei Dutrochet's eben mitgetheilten Beobachtungen eine Abhängigkeit der Schwankungen der Eigenwärme (Temperaturüberschusses) von den Schwankungen der Lufttemperatur nicht zu erkennen ist, tritt dagegen in den Tabellen von Vrolik und De Vriese [1]) zunächst der Umstand hervor, dass die Gesammttemperatur der warmen Kolbentheile von Colocasia odora die Schwankungen der Lufttemperatur nachahmt, wie man sogleich wahrnimmt, wenn man die Tabellen graphisch auf ein Coordinatensystem überträgt, in welchem die Zeiten als Abscissen, die Temperaturen der Kolbentheile und der Luft als Ordinaten auftreten; die so erhaltenen Curven zeigen eine überraschend ähnliche Form, wobei die Curve der Temperatur des Kolbentheils beständig weiter von der Abscisse entfernt bleibt, als die der Lufttemperatur. Der Betrag der Entfernung beider Curven von einander wechselt aber trotz dem Allen um bedeutende Werthe. Am Morgen ist der Zwischenraum beider Curven gering, dann erhebt sich die des warmen Organs immer mehr über die der Lufttemperatur, so dass zu Mittag oder in den ersten Stunden des Nachmittags die Entfernung beider am grössten ist, von da ab nähert sich die erstere der letzteren wieder. Das Maximum des Temperaturüberschusses des Spadix findet nicht zur Zeit der Antherenöffnung statt: an einem Kolben, dessen Spatha sich am 28. April geöffnet hatte, trat am 29. um 3 Uhr Nachmittags eine Temperaturerhöhung um 7,2° C. ein; am 1. Mai zwischen 2 und 5 Uhr wurde der Pollen ausgeworfen, und das Maximum der Eigenwärme betrug zu dieser Zeit nur 6,7° C., am 2. Mai erhob er sich auf 8,9° C. Morgens 9 Uhr, am 3. Mai Nachmittags auf 7,8° C., am 4. Mai hatte die Selbsterwärmung aufgehört; ein anderer Kolben erhöhte seine Temperatur unmittelbar nach der Emission des Pollens Nachmittags um 3 Uhr um 8,9°, am folgenden Mittag um 8,3°, am dritten Tage um 2 Uhr Nachmittags hatte der Gipfel des Kolbens einen Ueberschuss von 10°, am vierten Tage sank dieser auf 1,7°. In einer späteren Arbeit derselben Beobachter [2]) ist ein Kolben von Colocasia odora bezeichnet, der am Nachmittag vor der Ausstreuung des Pollens ein Maximum der Eigenwärme von 9°, am Tage darauf um

1) Vrolik et De Vriese, Ann. des sc. nat. 1836. T. V. p. 139 ff.
2) Ann. des sc. nat. 1839. T. XI. p. 68—69.

11 Uhr, wo der Pollen entlassen wurde, nur 1,7° C.; aber 1½ Stunde später 11° C. an Temperaturerhöhung zeigte; am folgenden Tage betrug der gleichnamige Werth noch 6,2° C.

β) Die überhaupt beobachteten Maxima des Temperaturüberschusses des Kolbens bleiben in den meisten Fällen wahrscheinlich um mehrere Grade hinter den wahren Werthen zurück, weil die Kugel des messenden Thermometers meist nur einseitig an die Kolbentheile angelegt, oft nur in seine Nähe gebracht wurde. Hubert[1]) beobachtete, als er, auf Bourbon, fünf Kolben von Arum cordifolium (Colocasia odora) um ein Thermometer vereinigte, an diesem 44° (C.?) bei einer Lufttemperatur von 19°; als er 12 Kolben um das Thermometer legte, stieg die Temperatur auf 49,5° — also eine Temperaturerhöhung durch selbstentwickelte Wärme von 30,5°! — Göppert[2]) fand bei einem abgeschnittenen Kolben von Arum Dracunculus 27° bei 13° Lufttemperatur, also 14° (C.?) Unterschied. Die höchste von Vrolik und De Vriese an Colocasia odora (in der 2. Abhandlung) beobachtete Temperaturdifferenz war 11° C., wobei das Thermometer neben dem Gipfel des Kolbens hing. Senebier (a. a. O.) beobachtete bei Arum maculatum 7° C., Dutrochet an der Keule desselben 10,4° C.

γ) Die Maxima der Selbsterwärmung scheinen ihre höchsten Werthe am Gipfeltheil des Kolbens, ihre nächst hohen in den Antheren, ihre geringsten in den weiblichen Organen zu erreichen: Dutrochet fand an der Keule von Arum maculatum ein Maximum von 10,4°, an den Antheren von 4,9°, an den Fruchtknoten von 1,7° C.; Vrolik und De Vriese beobachteten (1836) an einem Spadix folgende Selbsterwärmungen zur Zeit des Maximums: an den sterilen Pistillen 2,7° C., den Antheren 4,4° C., den sterilen Staubfäden 4,4° C., am folgenden Tage 3,9° — 4,5° — 7,2° — am dritten Tage ebenso an den sterilen Pistillen 3,3° C., den sterilen Staubfäden 6,7° C.; am vierten Tage an ersteren 1,7°, an letzteren 8,9° C.; am fünften Tage an den sterilen Pistillen 1,1°, den Staubfäden 7,8° C.; bei einem anderen Kolben derselben Pflanze fanden sie an vier auf einander folgenden Tagen das Maximum der Selbsterwärmung aussen am Gipfel des Kolbens = 8,9° — 8,2° — 10,0° — 1,5°; die gleichzeitigen Maxima des unteren, die Geschlechtsorgane tragenden Theils waren = 0,6°, — 3,3° — 1,1° — 0,0°.

δ) Die Beziehung der Sauerstoffathmung zur Selbsterwärmung des Kolbens wurde schon durch einige Versuche Hubert's auf Bourbon angedeutet, zuerst aber mit gewohnter Eleganz von Th. de Saussure dargethan[3]). An solchen Kolben von Arum maculatum, deren Wärmebildung so träge ist, dass sie keine leicht wahrnehmbare Temperaturerhöhung zeigen, fand er den Verbrauch an Sauerstoff durch Athmung in 24 Stunden gleich dem fünf- bis sechsfachen ihres Volums, also nicht grösser als bei anderen Blüthen; ganz anders gestaltete sich's bei warmen Kolben; ein solcher sammt Spatha von 6,6 CC. Rauminhalt wurde in eine mit Quecksilber gesperrte Atmosphäre von 1000 CC. gebracht: nach 24 Stunden hatte sich dieses Volumen nicht verändert; der ganze Sauerstoff desselben war bis auf ungefähr 1 Proc. durch Kohlensäure (also ungefähr 200 CC.) ersetzt: die Inflorescenz hatte das dreissigfache ihres eigenen Volumens an Sauerstoff durch Athmung verbraucht; dieselbe gab in den folgenden 24 Stunden aber nur ihr fünffaches Volumen an Kohlensäure aus. Ein anderer warmer Kolben wurde in drei Stücke zerschnitten: 1) die Spatha, 2) die Keule, 3) den unteren mit Geschlechtsorganen besetzten Theil des Spadix; jeder Theil wurde 24 Stunden lang für sich in einen Recipienten mit 1000 CC. Luft eingeschlossen; die Spatha verbrauchte nur das fünffache, die Keule das dreissigfache, die Genitalien das 132fache ihres Volumens an Sauerstoff zur Kohlensäurebildung. Aehnliche Resultate erhielt er bei Arum Dracunculus. Ein Spadix dieser Pflanze, dessen Gewebe mit Abrechnung der Hohlräume 74 CC. Raum einnahm (was 74 Gramm Gewicht nahezu entspricht), verbrauchte in 24 Stunden 963 CC. Sauerstoff oder das dreizehnfache seines Volumens; ein Spadix ohne Spatha verbrauchte

1) S. bei Saussure in Ann. des sc. nat. 1822. T. XXI. p. 285.

2) Göppert, »Ueber Wärmeentwickelung in der lebenden Pflanze.« Wien 1832. p. 25.

3) Th. de Saussure, De l'action des fleurs sur l'air, et de leur chaleur propre in Ann. des sc. nat. 1822. T. XXI. p. 287 ff.

unter gleichen Umständen 57mal sein Volumen an Sauerstoff. Eine Inflorescenz von Arum Dracunculus wurde in vier Portionen getheilt, deren jede wieder 24 Stunden lang in einen Recipienten eingeschlossen wurde; die Spatha von 55 Gramm Gewicht verbrauchte das ½fache ihres Volumens, die nackte Keule von 13,7 Gramm verbrauchte das 26fache ihres Volumens (= 356 CC.), die mit Antheren besetzte Parthie von 2 Gramm verbrauchte das 35fache, das mit weiblichen Organen besetzte Stück von 3 Gramm das 10fache seines Volumens an Sauerstoff. — Vrolik und De Vriese (Ann. des sc. nat. 1839. T. XI. p. 73 ff.) wendeten einen sehr complicirten Apparat an, um den Kolben von Colocasia odora, ohne ihn von der Pflanze abzuschneiden, allein in verschiedene Gase einführen zu können. Als sie ihn mit reinem Sauerstoff umgaben, stieg die Temperatur desselben um 2,8° höher als bei einem in der Luft des Gewächshauses befindlichen, am folgenden Tage betrug der Ueberschuss dessen im Sauerstoff über den in der Luft 5° C. — Als sie einen Kolben mit reinem Stickstoff umgaben, kühlte der schon warme Kolben sich ab, und bei einem zweiten Versuch machte sich keine Selbsterwärmung desselben geltend, die weitere Entwickelung desselben war sistirt. Als sie später[1]) einen Kolben von Col. odora in eine limitirte mit Quecksilber gesperrte Luftmenge einschlossen, wobei derselbe an der Pflanze blieb, fand anfangs Erwärmung statt, diese hörte aber auf, sobald der ganze Sauerstoff des Recipienten in Kohlensäure verwandelt war. — Garreau[2]) benutzte die Zusammenstellung Fig. 38: in die kleine tubulirte Glasglocke ist durch den sie verschliessenden Kork das Thermometer *t* eingeführt, dessen Kugel von der durchlöcherten Taffetscheide *a* umhüllt ist. In diese ragt der seiner Spatha entkleidete Kolben von Arum italicum *s*, welcher in der mit Sand gefüllten Eprouvette *h* befestigt ist; der Untersatz enthält Wasser als Sperrflüssigkeit. Die Glocke ist inwendig mit Kali bestrichen, welches die gebildete Kohlensäure aufnimmt, deren Volumen aus dem Steigen des Sperrwassers beurtheilt wird. Die Kolben wurden eingeführt, wenn die Erwärmung eingetreten war. Am 4. Juni 1851 wurde ein Spadix mit weiblichen Organen vom Gewicht 3,5 Gramm bei 18° C. Lufttemperatur eingeführt.

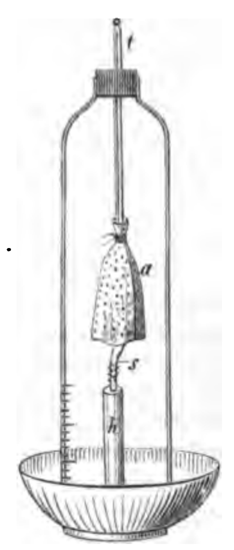


Fig. 38.

Zeit.		Temperatur-überschuss des Spadix.	Mittel derselben.	Verbrauchter Sauerstoff.	Volumen des verbrauchten Sauerstoffs wenn das des Spadix = 1.
1. Stunde	3h 30′ 4h 30′	2,5° C. 3,9°	3,2° C.	39 CC.	11,1
2. Stunde	4h 30′ 5h 30′	3,9° 6,7°	5,3° C.	57 CC.	16,2
3. Stunde	5h 30′ 6h 30′	6,7° 8,9°	7,8° C.	75 CC.	21,4
4. Stunde	6h 30′ 7h 30′	8,9° 7,7°	8,3° C.	100 CC.	28,5
5. Stunde	7h 30′ 8h 30′	7,7° 4,2°	6,0° C.	50 CC.	14,2
6. Stunde	8h 30′ 9h 30′	4,2° 1,2°	2,7° C.	20 CC.	5,7
		Stündliches Mittel =	5,5° C.	56,8 CC.	16,1

1) Ann. des sc. nat. 1840. T. XIV. p. 360.

2) Garreau, »Mémoire sur les relations qui existent entre l'oxigène consommé par le spadix

Garreau theilt noch zwei ähnliche Tabellen mit, welche dieselbe Beziehung der Eigenwärme zum consumirten Sauerstoff erkennen lassen: aus den drei sechsstündigen Beobachtungsreihen ergiebt sich:

1. Versuch: mittlere Eigenwärme	= 5,5°,	verbrauchter Sauerstoff	= 16,1
2. » » »	= 6,1°,	» »	= 16,9
3. » » »	= 7,3°,	» »	= 17,8

Die Zahlen der rechten Columne zeigen, wie viel mal das consumirte Sauerstoffvolumen das Volumen des Spadix übertraf.

ε) Hubert und Saussure beobachteten bei den in Recipienten eingeschlossenen Kolben von Colocasia odora und Arum Dracunculus während der Zeit der Selbsterwärmung die Abgabe grosser Quantitäten von Wasserdampf, der sich an den Wänden condensirte. Ob dieses ausgehauchte Wasser allein der durch die Temperaturerhöhung bewirkten Transpirationssteigerung oder noch anderen Umständen zuzuschreiben sei, bleibt noch unerklärt. Das gleichzeitig mit der Kohlensäurebildung wahrscheinlich aus der organischen Substanz durch Verbrennung entstehende Wasser kann wohl nur einen verhältnissmässig unbedeutenden Theil jener Wassermasse liefern.

II. Selbsterwärmung anderer Blüthen.

Auch hier hat T. de Saussure (a. a. O.) die Bahn gebrochen, leider ohne bisher einen ebenbürtigen Nachfolger gefunden zu haben. Er untersuchte mit dem Thermoskop nicht nur die im vorigen Abschnitt genannten Blüthen, deren Athmung er beobachtet hatte, sondern 60 andere Arten, deren Form, Vereinigung, Grösse und Geschlechtsorgane der Beobachtung günstig schienen. Er benutzte dazu ein Thermoskop nach der Construction von Pictet; dasselbe war eine mit langem engen Tubus versehene Glaskugel von 9 Mill. Durchmesser; das Instrument ist mit Luft gefüllt und in der offenen Röhre befindet sich ein verschiebbarer Index, d. h. ein Tropfen Wasser oder Alkohol. Dieser Index durchlief in der Röhre einen Weg von 2 Cm., wenn die Temperatur der Kugel um 1° C. sich änderte. Die zu prüfenden Blüthen brachte er an einen geschützten Ort von constanter Temperatur, wo sie vor der Beobachtung längere Zeit verweilten. Das Thermoskop war an beweglichen Trägern befestigt, durch die es in die Blüthen eingeschoben oder herausgezogen werden konnte, ohne dass der Beobachter sich zu sehr zu nähern brauchte.

Eine grosse Zahl von Blüthen erwies sich vermöge ihrer Transpiration kälter als die umgebende Luft. Nur bei drei Gattungen, Cucurbita, Bignonia radicans und Polianthes tuberosa gelang es ihm, eine Selbsterwärmung der Blüthen zu beobachten.

Wenn man, sagt Saussure, zwischen 7 und 10 Uhr Morgens die Kugel des Thermoskops an die Basis der Antheren von Cucurbita Melo-Pepo leicht andrückt, und wenn die Blüthe frisch geöffnet und von einer jungen Pflanze genommen ist, so sieht man oft den Index einen Raum von 8—9 Cm.[1]) durchlaufen, was 4—5° C. entspricht; er habe aber auch den doppelten Werth beobachtet. Er untersuchte zuweilen 30 männliche Blüthen ohne eine zu finden, die nicht warm gewesen wäre. Wenn die Pflanzen aber alt, ihre Blätter mit weissem Anflug bedeckt sind, so ist die Blüthenwärme minder deutlich; bei Regen und

de l'Arum italicum en état de paroxysme et la chaleur qui se produit«: Ann. des sc. nat. 1851. T. XVI. p. 25 ff.

1) Im Original steht »Mill.«, offenbar ein Druckfehler.



Thau ist sie nicht wahrzunehmen; sie ist bei 15—20° C. Lufttemperatur bemerklicher, als bei höheren Wärmegraden. Bei den weiblichen Blüthen ist die Selbsterwärmung geringer; bei Cucurbita Pepo fand er es ebenso.

Bei Bignonia radicans konnte er nur an ganz unverletzten Blüthen im Juli und Anfang August eine geringe Eigenwärme wahrnehmen, wenn er die Kugel des Thermoskops so tief als möglich in die Corolle hineinschob; der Index des Thermoskops durchlief einen Raum, der einem Temperaturüberschuss von 0,5° C. entspricht.

Bei Polianthes tuberosa beobachtete er oft, wenn er die Kugel des Thermoskops in die Corolle schob, eine Temperaturerhöhung von 0,3° C., jedoch nur bei solchen Blumen, welche zuerst an einer Inflorescenz auftreten.

Dass erwärmte Blüthen so selten sind, schreibt Saussure nicht ausschliesslich ihrer Form, welche die Abkühlung begünstigt, zu; er scheint vielmehr geneigt, ausser dem Verbrennungsprocess, der die Kohlensäurebildung zur Folge hat, noch andere Erwärmungsursachen anzunehmen.

Von anderen Angaben verdienen zunächst ihrer Ausführlichkeit wegen die Caspary's (Flora 1856. p. 219) über Victoria regia noch Erwähnung; nach ihm macht sich die Temperaturerhöhung schon in der Blüthenknospe, besonders in den Antheren, bemerklich, bei dem Aufblühen tritt eine Abnahme derselben ein; aber 1—4 Stunden nach dem Aufblühen steigert sich die Temperatur wieder und erreicht einen Ueberschuss in der Blüthe, welcher im Vergleich zum Wasser, in welchem die Pflanze wächst, 0,55—4,04° R. im Vergleich zur Luft 6,45—11,1° R. beträgt; ausserdem soll dann täglich gegen Sonnenaufgang ein Minimum, nach Mittag ein Maximum der »Blüthenwärme« (des Ueberschusses?) auftreten. Die Wärmeentwickelung zeigt sich in den Antheren, Filamenten, Staminodien, Blumenblättern und im Fruchtknoten; in den Antheren ist sie am ausgiebigsten, da deren Temperaturüberschuss im Vergleich zum Wasser 2,9—5,95°, im Vergleich zur Luft 8,66—12,2° R. (?) beträgt. Die Narbenscheibe ist kühler, und noch mehr die Blumenblätter und Staminodien. Wenn sich am dritten Tage die Temperatur der Antheren erniedrigt, so erscheint dann die der Narbe um 0,8—1° R. höher als jene. Verschiedene Blüthen zeigen, wie selbstverständlich, Verschiedenheiten. Die Differenz zwischen der mittleren Temperatur der Blüthe und der Luft ist im Allgemeinen desto grösser, je kälter die Luft ist (?). Die erwähnte Temperatursteigerung, 2—4 Stunden nach dem Oeffnen der Blüthe, geht der Entfaltung der Antheren und Verschüttung des Pollens, die erst in der zweiten Nacht stattfindet, voraus. (Einiges in dem cit. Referat ist mir unverständlich.)

Bei Göppert (Wärmeentwickelung 1830. p. 185) findet sich ferner die Angabe, dass Schulz bei Cactus grandiflorus und Pancratium maritimum, und endlich bei Unger (Anat. und Phys. 403) die, dass De Vriese bei Cycas circinalis Selbsterwärmung beobachtet habe.

§ 81. **Die Wärmeerzeugung bei der Keimung** wurde zuerst bei der Malzbereitung erkannt und dann von Göppert[1]) für verschiedene Species beobachtet, indem er die keimenden Samen unter ähnliche Verhältnisse, wie bei der Malzbereitung brachte. Grössere Quantitäten derselben wurden zunächst in Wasser eingeweicht und dann auf einen Haufen zusammengeschüttet, wo sie zu

1) »Ueber Wärmeentwickelung in der lebenden Pflanze.« Wien 1832.



keimen und sich zu erwärmen anfingen; um das Entweichen der Wärme noch mehr zu verhindern, was schon durch die Zusammenhäufung bezweckt wird, schüttete er die eingeweichten Samen in hölzerne Gefässe, welche mit Werg 2—3 Zoll dick umwickelt wurden. Je schneller unter diesen Verhältnissen die Keimungsstadien durchlaufen werden, desto höher steigt die Temperatur; dann aber pflegt Schimmelbildung und Fäulniss einzutreten. Der Fehler dieser Versuchsmethode liegt darin, dass dem zusammengehäuften Samen kein hinreichendes Quantum frischer Luft zur Verfügung steht, was sich unter Beibehaltung des von Göppert eingeschlagenen Wegs möglicherweise würde ausführen lassen. Jedenfalls liefern Göppert's Versuche mit Bestimmtheit den Beweis für die Wärmeentwickelung bei der Keimung, wenn man bei seinen Tabellen sich ausschliesslich an die Temperaturangaben für die ersten Versuchstage hält. In mehreren Fällen wurden übrigens die unter den genannten Umständen gekeimten Samen zu weiterer Entwickelung gebracht, so dass die bei der Keimung entwickelte Wärme unmöglich einer zerstörenden Zersetzung der Samen zugeschrieben werden darf. Betrachtet man bei Göppert's Tabellen die Zahlen für diejenigen Versuchstage, wo die Keimung eben begann, als frei von dem Einfluss der drei bis vier Tage später auftretenden Schimmelbildung, so lässt sich seinen Angaben entnehmen, dass die Temperaturerhöhung beispielsweise und ungefähr erreichte: bei Weizen und Hafer 9—10° R., bei Mais 5—6° R., Erbsen und Hanf 6—7° R., Klee 14° R., Spergula arvensis 9° R., Brassica Napus 17° R., Carum Carvi 6° R. Keimende Zwiebelknollen von Allium sativum in ähnlicher Art wie die Samen behandelt, steigerten ihre Temperatur um 2,7° R. und scheinen keine Fäulniss gezeigt zu haben, keimende Kartoffeln verhielten sich ähnlich.

§ 82. **Wärmeerzeugung bei grünen Vegetationsorganen.** Wir übergehen hier die ältesten Versuche, da sie den geringsten wissenschaftlichen Anforderungen in Bezug auf die Beobachtungsmethoden nicht genügen[1]. Beachtenswerth sind die letzten Angaben Göppert's und die fleissigen, jedech auch nicht ganz vorwurfsfreien Untersuchungen Dutrochet's.

Um die möglicherweise in den Vegetationsorganen freiwerdende Wärme vor ihrer Zerstreuung durch Leitung, Ausstrahlung und Verdunstung zu schützen, wandte Göppert (a. a. O.) ein ähnliches Verfahren an wie bei den Keimen; er häufte grössere Quantitäten der Pflanzen zusammen, brachte das Thermometer zwischen dieselben und überzeugte sich von dem Gesundbleiben der Versuchspflanzen durch die Fortsetzung ihrer Vegetation; da die zu erwartenden Selbsterwärmungen unbedeutend sein mussten, so wurden die Versuche zu einer Zeit gemacht, wo die zur Vergleichung nöthige Lufttemperatur nur geringe Schwankungen zeigt; stärkere Schwankungen, zumal ein Sinken der Temperatur der Umgebung würde bei der geringen Wärmeleitungsfähigkeit der zusammengehäuften Pflanzenmassen leicht zu Irrthümern führen. Die Versuchspflanzen hatten sich, wie er angiebt, schon längere Zeit vor Beginn des Versuchs in derselben Umgebung, wie während desselben befunden. »Gewöhnlich, sagt Göppert, sinkt das Thermometer um einen halben oder ganzen Grad beim Beginn des Experiments, um sich aber dann bald wieder zu erheben. Hat es einmal eine die Tem-

1) Die ältere Literatur s. bei Göppert, »Ueber die Wärmeentwickelung in den Pflanzen, deren Gefrieren und Schutzmittel.« Breslau 1830. p. 135—177.



peratur der Atmosphäre übertreffende Höhe erreicht, so sinkt es gleichfalls, sobald man die die Pflanze umschliessenden, das Entweichen der Wärme verhindernden Hüllen entfernt.« Er benutzte sowohl abgeschnittene Zweige wie ganze Pflanzen; die ersteren wurden, um sie frisch zu erhalten, mit den Schnittflächen in Wasser gestellt. — Zu einem dieser Versuche wurden 28 Loth junger Haferpflanzen von 3 Zoll Länge (die also wohl noch nicht über die Keimungsperiode hinaus waren) sammt Wurzeln übereinander gehäuft: während dreier Tage schwankte die Temperatur der umgebenden Luft zwischen 15,1 und 15,6° R., die der Haferpflanzen zwischen 16,6 und 18,4° R.; die Haferpflanzen waren, wie er ausdrücklich angiebt, nach diesem Versuch noch ganz gesund und wuchsen weiter. Zwanzig zusammengebundene Stämme von Zea Mais, desgleichen von Cyperus esculentus zeigten gleichfalls beständig eine Temperatur, die um 1—1,5° die der Luft übertraf. Ein Pfund mit Wurzeln versehener blühender Pflanzen von Hyoscyamus niger steigerten ihre Temperatur in den ersten zwei Stunden um 0,3°, in der dritten um 0,9°, in der vierten bis zehnten Stunde um 1,4—1,8° über die Temperatur der Umgebung, am dritten Tage sank die Differenz auf 1°. Eine ähnliche Temperaturerhöhung von 1,5—2° beobachtete er bei 4 Pfund übereinander gehäufter Pflanzen von Sedum acre, 1 Pfund zusammengebundener Zweige von Pinus Abies, Eupatorium cannabinum, blühender Solidago arguta. Bei 10 Pfund unreifer Früchte von Phaseolus vulgaris hielt sich die Temperatur auf 19,2—19,5°, während die der Umgebung in 16 Stunden von 17,4 auf 15,4° sank. Ein Pfund 1 Zoll langer Pflänzchen von Spergula arvensis bei 16,5° zusammengehäuft, zeigten schon nach einer Stunde um 1° mehr. — Erbsenpflanzen, die bei ihrer Keimung schon die Selbsterwärmung gezeigt hatten, waren bis zu 2—4 Zoll Länge herangewachsen; ein Pfund dieser Pflanzen zusammengehäuft zeigten bei 16—16,6° der Luft eine Temperatur von 20,8—21,8°. Die nach dem Versuch wohlerhaltenen Pflanzen wuchsen noch fernere 8 Tage fort bis sie eine Länge von 10—12 Zoll erreicht hatten. Sie wogen dann 24 Unzen; die ganze Masse umfasste 384 Exemplare; am Abend bei 16,5° Lufttemperatur zusammengehäuft zeigten sie am folgenden Tage bei 16,5—16,4° der Luft eine Temperatur von 17,5—19,4°.

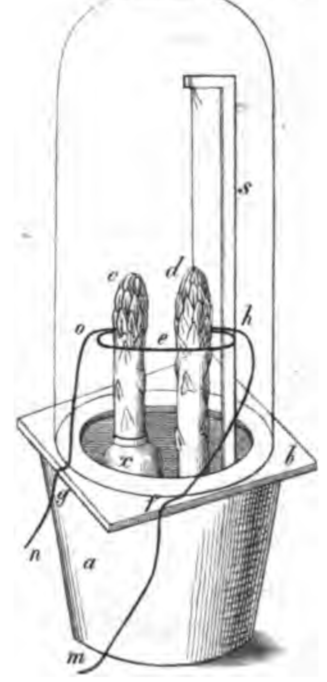


Fig. 39.

Dutrochet [1]) folgerte die Nothwendigkeit der Selbsterwärmung der Pflanzen aus ihrer Athmung, die er mit der der kaltblütigen Thiere verglich. Seine Methode, wie seine ganze Ansicht von den hier stattfindenden Vorgängen, war von der Göppert's wesentlich verschieden. Er bediente sich zweier auf demselben Princip beruhender Zusammenstellungen, von denen Fig. 39 die eine repräsentirt. Der Apparat *o*, *e*, *h* ist eine thermoelektrische

1) Ann. des sc. nat. 1840. T. XIII. p. 1 ff.

Nadel, die durch die Dräthe *n g* und *m f* mit dem Multiplicator in Verbindung steht. Das Stücke besteht aus Eisendrath, die Stücke *o* und *h* sammt ihren Verlängerungen aus Kupferdrath; die beiden Enden des ersteren sind mit denen des letzteren zusammengelöthet und die spitzen gefirnissten Löthstellen in die Pflanzentheile *c* und *d* eingestochen; *c* stellt hier den lebenden Spross, dessen Eigenwärme beobachtet werden soll, vor; er steht in dem Wassergefäss *x*. Der andere gleiche Spross *d* ist vorher getödtet und hängt an dem Faden des Ständers *s*; er dient als Vergleichsobject; *a* ein mit feuchtem Sand gefüllter Blumentopf, auf welchem die Gypsplatte *b* liegt; durch ihre Oeffnung ragen die Versuchsobjecte hervor, welche mit einer hohen Glasglocke überdeckt sind; diese ruht auf der Gypsplatte und ist an ihrem unteren Rande mit feuchtem Sand umstreut. Durch vorläufige Versuche wurden die Ablenkungen der Magnetnadel des Multiplicators für bekannte Temperaturdifferenzen ermittelt, und bei den Experimenten alle Sorgfalt auf Vermeidung störender Einflüsse verwendet. Der als Vergleichsobject dienende Pflanzentheil wurde durch Eintauchen in Wasser von 50° C. getödtet; blieben die lebende und getödtete Pflanze in freier Luft, so fand er die Temperatur des lebenden Theils immer höher als die des todten; dies liess sich aber einfach daraus erklären, dass die lebenden Gewebe langsamer transpiriren als die todten. Wickelte er dagegen die eine Löthstelle in Papier und brachte er die andere in das lebende Organ, so trat das Umgekehrte ein; die Temperatur der letzteren zeigte sich regelmässig niedriger, was auf die durch Transpiration erfolgende Abkühlung zu schieben war. Um nun diesen störenden Einfluss überhaupt zu beseitigen, die Transpiration zu hindern, wurde die Glasglocke übergedeckt. Es ist aber fraglich, ob nicht trotz des feuchten Raumes, in welchem sich die Versuchsobjecte befanden, dennoch eine, wenn auch sehr langsame Verdunstung aus denselben stattfand, was geschehen musste, wenn die Luft unter der Glocke nicht beständig absolut mit Wasserdampf gesättigt war; in diesem Falle musste aber die stärkere Verdunstung des todten Organs eine grössere Temperaturerniedrigung bewirken, als bei dem lebenden; da es sich bei Dutrochet's Versuchen meist um Zehntel und Hundertel eines Grades handelt, so kommt selbst dieses Bedenken in Betracht. Was indessen für die Beweiskraft der Dutrochet'schen Versuche spricht, das ist, ausser der Sorgfalt, welche er auf dieselben verwendete, die sehr geringe Schwankung der Lufttemperatur und der periodische Gang des durch die thermoelektrische Nadel angegebenen Temperaturüberschusses der lebenden Pflanze. Es genügt einweilen, wenn Dutrochet's Beobachtungen nur insofern zuverlässig sind, dass die beobachteten Temperaturüberschüsse der lebenden Pflanzentheile auch wirklich von Selbsterwärmung herrühren; ob die gefundenen Werthe die Selbsterwärmung numerisch genau repräsentiren, ist eine weitere Frage, die wahrscheinlich verneint werden muss.

Im Vergleich zu den von Göppert an grünen Pflanzen gefundenen Temperaturüberschüssen von 1—2 und mehr Graden erscheinen Dutrochet's Maximalwerthe, welche in Gestalt weniger Zehntel eines C. Grades auftreten, sehr gering. Wenn diese geringen Werthe an sich eher berechtigt scheinen, den Ausdruck der fraglichen Thatsache darzustellen, so ist dagegen auch nicht zu übersehen, dass je geringer diese beobachteten Temperaturdifferenzen sind, desto grösser auch die Wahrscheinlichkeit der Annahme störender Einflüsse wird, welche dieselben

unabhängig von der Selbsterwärmung der Pflanze können hervorgerufen haben. Es muss ferneren, mit den verbesserten Mitteln unserer Zeit vorzunehmenden Untersuchungen die Entscheidung darüber vorbehalten bleiben, ob die Angaben Göppert's oder die von Dutrochet sich der Wahrheit mehr nähern.

Ein abgeschnittener blühender Stengel von Euphorbia Lathyris wurde Abends für den Versuch vorbereitet, die Nadel unter der Inflorescenz eingestochen und am nächsten Morgen, als ein statisches Verhalten zwischen der Temperatur der Luft und der Pflanze eingetreten sein konnte, die Beobachtung angefangen:

Euphorbia Lathyris. Nach Dutrochet.

Tag.	Stunde.	Temperaturüberschuss der Pflanze.	Lufttemperatur.	Tag.	Stunde.	Temperaturüberschuss der Pflanze.	Lufttemperatur.
5. Juni	6h a. m.	0,09° C.	16,8° C.	6. Juni	6h a.m.	0,00° C.	16,2° C.
	7	0,11	»		7	0,03	16,2
	8	0,12	»		8	0,06	16,3
	9	0,18	16,9		9	0,09	16,5
	10	0,25	17,0		10	0,11	16,8
	11	0,28	17,2		11	0,15	16,8
Mittag	12	0,31	17,3	Mittag	12	0,15	17,1
	1h p. m.	0,34	17,5		1h p.m.	0,18	17,2
	2	0,28	17,7		2	0,12	17,4
	3	0,28	17,7		3	0,12	17,6
	4	0,18	17,8		4	0,06	17,5
	5	0,12	17,6		5	0,03	17,5
	6	0,06	17,5		6	0,03	17,4
	7	0,03	17,4		7	0,015	17,0
	8	0,03	17,2		8	0,00	16,8
	9	0,015	17,0		9	0,00	16,5
	10	0,00	17,0		10	0,00	16,3

Am 7. Juni trat noch ein unbedeutendes Maximum auf, am 8. war die Selbsterwärmung ganz erloschen. Dieses schleunige Absterben hat Dutrochet allgemein gefunden. Das Maximum fand er bei derselben Pflanze an verschiedenen Tagen immer zur selben Stunde, dagegen tritt es bei verschiedenen Pflanzen zu verschiedenen Stunden ein.

Pflanze.	Stunde des Maximums.	Maximum des Temperaturüberschusses.	Lufttemperatur.
Rosa canina	10h a. m.	0,21° C.	22° C.
Allium Porrum	11h a. m.	0,12	23,8
Borrago officinalis . . .	12 Mittag	0,09	19,0
Euphorbia Lathyris . .	1h p. m.	0,34	17,5
Papaver somniferum . .	1h p. m.	0,21	20,4
Cactus flabelliformis . .	1h p. m.	0,12	19,5
Helianthus annuus . .	1h p. m.	0,22	13,8
Impatiens Balsamina . .	1h p. m.	0,11	16,0
Aylanthus glandulosa . .	1h p. m.	0,16	22,0
Campanula Medium . .	2h p. m.	0,31	16,2
Sambucus nigra . . .	2h p. m.	0,21	19,3
Lilium candidum . . .	2h p. m.	0,28	19,5
Asparagus officinalis . .	3h p. m.	0,25	12,0
Lactuca sativa	3h p. m.	0,09	21,8

Die höchsten Werthe der Eigenwärme bieten nach Dutrochet immer die gipfelständigen Knospen, abwärts wird sie immer schwächer; eine Wahrnehmung, die mit der Annahme, dass die Eigenwärme um so lebhafter sein müsse, je lebhafter der im Gewebe statthabende Sauerstoffverbrauch ist, sehr wohl harmonirt. Im Holze, selbst in dem noch sehr jungen von Linden, Ulmen, Eichen konnte er keine Temperaturüberschüsse beobachten; dagegen sollen sie sich im Mark, so lange es saftig ist, finden. — Dutrochet lässt eine lange Beobachtungsreihe an Campanula Medium folgen, welche im Finstern sich befand; es war statt der Glasglocke ein undurchsichtiger Recipient von Pappdeckel aufgesetzt worden; auch hier zeigte sich eine Steigerung des Ueberschusses vom Morgen bis 2^h p. m. und dann ein Sinken bis in die Nacht, während 4 Tagen; am 5. Tage war im Finstern der Temperaturüberschuss der Pflanze verschwunden; als sie am 6. Tage ans Licht gestellt wurde, soll die Selbsterwärmung wieder bemerkbar geworden sein und sich langsam gesteigert haben. Wenn Dutrochet die Löthstelle der Nadel zwischen die Blumenblätter von Paeonia, Papaver, Rosa einband, so erhielt er kein Zeichen von Selbsterwärmung; schob er sie aber bis in den Eierstock vor, so wurde die letztere bemerklich. An der noch auf der Pflanze befindlichen unreifen Frucht von Solanum Lycopersicum konnte er die tägliche Periode wahrnehmen und ausserdem führt er eine Reihe von unreifen Früchten auf, deren Eigenwärme er constatiren konnte. Endlich führt er die Temperaturüberschüsse verschiedener Schwämme an; unter denen der von Boletus aëreus (aeneus?) den Werth von 0,45° C. erreicht haben soll.

c. Phosphorescenz.

§ 83. Das Leuchten faulender und verwesender Pflanzentheile brauchen wir hier nicht weiter zu berücksichtigen; zahlreiche Angaben über Lichterscheinungen an Blüthen, Milchsäften, Blättern sind so unvollkommen, dass man selbst über den thatsächlichen Werth derselben im Zweifel bleibt, ein Zweifel der bei der Seltenheit derartiger Erscheinungen, wenn sie wirklich vorkommen, nur bei den vom Zufall Begünstigten gehoben werden kann. Es wird daher genügen, die wichtigere dahin gehörige Literatur unter dem Text zu nennen[1]).

Als wirklich constatirte, näher untersuchte, mit dem Lebensprocess der Pflanze innig verknüpfte und daher in den Bereich unserer Wissenschaft gestellte Lichterscheinungen dürfen dagegen die an Agaricus olearius und Rhizomorpha beobachteten Phosphorescenzphänomene betrachtet werden. Aus einer sehr anerkennungswerthen Arbeit Fabre's über den zuerst genannten Pilz und z. Th. aus den älteren unvollkommenen Beobachtungen über Rhizomorpha geht hervor, dass die Lichterscheinung in diesen Fällen nicht nur an den lebenden Zustand der Pflanze sondern auch an die Gegenwart atmosphärischen Sauerstoffs gebun-

1) C. F. Ph. Martius: Reise in Brasilien II. p. 726 und 746 (über das Leuchten des Milchsafts einer Euphorbia); P. De Candolle: Physiol. II. 681 (eine gute Zusammenstellung Röper's über das Leuchten der Blumen); Meyen: Physiol. II. 194; Hartig: Bot. Zeitg. 1855. p. 148 (Leuchten des Holzes); Tulasne: Ann. des sc. nat. 1848. T. IX. (Das Leuchten des Agaricus olearius, der Rhizomorpha subterranea und todter Eichenblätter); Fries in Flora (Regensburg) 1859. Nr. 11—12 eine gute historische Darstellung mit eigenen Beobachtungen über das Leuchten von Blüthen.



den ist: insofern erscheint es gerechtfertigt, das Selbstleuchten, gleich der Selbsterwärmung in die Reihe derjenigen Erscheinungen zu stellen, welche als Folgen des Athmungsprocesses auftreten.

Der goldgelb gefärbte Agaricus olearius wächst in der ganzen Provence im October und November am Fuss der Oelbäume; nach Delile und Fabre leuchtet nur sein Hymenium, nicht aber die weissen Sporen; nach Talasne leuchtet in vielen Fällen auch der Stipes, wenigstens stellenweise; selbst das Innere des Pilzes[1] soll nach Letzterem Licht entwickeln, was Fabre der bei minder hoher Lufttemperatur beobachtete, nicht finden konnte. Uebereinstimmend aber geben die genannten Beobachter an, dass der Pilz nur während seiner Vegetation leuchtet, dass die Erscheinung mit seinem Tode aufhört; auch sehr junge Exemplare leuchten schon lebhaft und sie behalten diese Eigenschaft, so lange sie leben. Fabre[2] nennt das Licht ein ruhiges, weisses, gleichartiges Leuchten, welches dem des in Oel gelösten Phosphors ähnlich sei. Seine Beobachtungen wurden im November bei 10—12° C. gemacht; er stellte zuerst fest, dass der Pilz ebenso am Tage, wie in der Nacht leuchtet, was Schmitz für die Rhizomorphen schon erwiesen hatte[3]. Eine vorausgehende Insolation hat keinen merklichen Einfluss auf das nachfolgende Leuchten im Finstern, ebenso erscheint der Feuchtigkeitsgrad der Luft ohne wahrnehmbare Wirkung; der Pilz leuchtet bei Regenwetter und in trockener Zeit, er leuchtet ebenso stark in dampfgesättigter Luft und unter lufthaltigem Wasser, wie in der gewöhnlichen Luft; wird er aber bis zum Absterben ausgetrocknet, so hört das Leuchten auf, was bei den Rhizomorphen nach Tulasne schon vorher geschieht. Bei Temperaturen unterhalb + 4° oder + 3° C. verliert sich die Phosphorescenz sehr schnell, tritt dann aber bei höherer Lufttemperatur wieder hervor; das Maximum des Leuchtens erfolgt schon bei 8—10° C. und wird durch weitere Erwärmung nicht gesteigert. In warmes Wasser eingetaucht behält der Pilz sein Licht, sobald aber die Temperatur auf 50° C. steigt, verschwindet die Fähigkeit zu leuchten für immer, der Pilz ist alsdann getödtet. — In lufthaltigem Wasser ist die Phosphorescenz ebenso stark wie in der Luft, wird aber ein leuchtender Pilz in ausgekochtes Wasser getaucht, so hört das Leuchten fast augenblicklich auf, es tritt indessen sofort wieder ein, wenn der Pilz herausgezogen und an die Luft gebracht wird. — Die Phosphorescenz erlischt im Vacuum, Wasserstoffgas und in Kohlensäure sogleich und vollständig. Nach mehrstündigem Verweilen im Vacuum oder in diesen Gasen wieder in Luft gebracht, gewinnt der Pilz sein Licht sogleich wieder; ein längerer Aufenthalt in Kohlensäure schadet ihm aber. In reinem Sauerstoffgas wird das Leuchten nicht lebhafter, dagegen wird es nach 36 Stunden in diesem Gase geschwächt. Der wichtigste von Fabre gefundene Satz ist der, dass der Agaricus olearius in seinem phosphorescirenden Zustande viel mehr Kohlensäure bildet, als wenn er nicht leuchtet: der Hut sammt Lamellen in reinem Sauerstoff bei 12° C. gab binnen 36 Stunden für ein Gramm seines Gewichts 4,41 CC. Kohlensäure; ein Gramm nicht leuchtender Substanz lieferte nur 2,88 CC. Kohlen-

1) Tulasne beobachtete bei 18—20° C.; nach ihm sollen die Bruchflächen besonders dann leuchten, wenn sie der Luft ausgesetzt bleiben. (Tulasne, Ann. sc. nat. 1848. T. X. p. 345).

2) Fabre, Recherches sur la cause de la phosphorescence de l'Agaricus de l'Olivier« in Ann. des sc. nat. 1855. T. IV.

3) Linnaea XVII. 527.

säure[1]). Als er dagegen ein leuchtendes Stück Pilz bei einer niederen Temperatur, wo das Leuchten aufhört, ebenso behandelte, gab dasselbe für 1 Gramm seiner Substanz in 44 Stunden nur 2,64 CC. Kohlensäure, ein anderes überhaupt nicht leuchtendes Stück 2,57 CC. Demnach hatte die des Leuchtens fähige Substanz, als sie daran verhindert wurde, nur ebenso viel Kohlensäure ausgeathmet, wie die überhaupt nicht leuchtende Substanz.

Eine Temperaturerhöhung am leuchtenden Hymenium konnte nicht wahrgenommen werden.

Fabre schliesst seine Arbeit mit der Bemerkung: die Phosphorescenz ist die Wirkung der Respirationsthätigkeit des Pilzes und hängt von derselben Ursache ab, wie die Selbsterwärmung zur Zeit des Blühens bei gewissen Theilen der Phanerogamen, besonders der Aroideen. Jedenfalls ist aber anzuerkennen, dass ganz besondere Einrichtungen vorhanden sein müssen, welche bei dem Pilz das Leuchten als eine Folge der Athmung auftreten lassen, denn die Blüthen der Aroideen, selbst die von Cucurbita bilden verhältnissmässig weit grössere Mengen Kohlensäure und erwärmen sich, ohne zu leuchten. Die Sauerstoffaufnahme ist offenbar nur eine von den verschiedenen Ursachen, deren Zusammenwirken das Leuchten hervorbringt. Meyen (Physiol. III. 197) hält nach den Angaben von Esenbeck, Nöggerath und Bischoff das Leuchten der Rhizomorphen für einen (»erhöhten«) Athmungsprocess, da er in irrespirablen Gasen und im Vacuum aufhört; in Sauerstoffgas sollen diese Pilze heller leuchten. Nach Tulasne (a. a. O. p. 349) leuchten die Rhizomorphen nicht nur an allen Theilen der Oberfläche, sondern auch Risse und Bruchflächen werden durch 24stündige Berührung mit der Luft leuchtend, wie bei Agaricus olearius. Tulasne nennt neben diesem noch einige andere Pilze als selbstleuchtend, nämlich Agaricus igneus von Amboina, noctilucens von Manilla und A. Gardneri in Brasilien.

---

1) Fabre erwähnt hierbei, dass ein Gramm Frosch in gleicher Zeit 4,03 CC. Kohlensäure ausathmet.

X.

Stoffmetamorphosen.

Zehnte Abhandlung.

Die genetischen Beziehungen der Stoffe, aus welchen die organisirten Zellentheile sich aufbauen.

§ 84. Einleitung. Es ist eine Aufgabe der Pflanzenphysiologie, zu zeigen, wie aus dem ursprünglichen Bildungsmaterial: der Kohlensäure, dem Wasser, Ammoniak, Salpetersäure und verschiedenen Metallsalzen durch genau zu bezeichnende chemische Metamorphosen nach und nach die zahlreichen Verbindungen entstehen, welche die organische Trockensubstanz der Pflanzen darstellen und wohl am passendsten als deren Assimilationsproducte bezeichnet werden[1]. Allein die Lösung dieser Aufgabe ist kaum in Angriff genommen, das dazu vorhandene Beobachtungsmaterial ist lückenhaft und die Lücken sind zu gross, um durch Analogieschlüsse und chemische Speculationen auch nur erträglich ausgefüllt zu werden. Es giebt noch keine Theorie der Assimilation und des vegetabilischen Stoffwechsels. Mit einiger Sicherheit kennen wir nur das ursprüngliche Ernährungsmaterial und zahlreiche Producte des Stoffwechsels, ohne dass man im Stande wäre zu zeigen, wie diese aus jenen nach bekannten Gesetzen der chemischen Anziehungen nothwendig entstehen. Nur hin und wieder erhellen einzelne augenfällige Thatsachen (z. B. die Sauerstoffabscheidung unter Mitwirkung des Lichts und die Sauerstoffathmung unter Abscheidung von Kohlensäure) oder glückliche Combinationen einzelner Denker das dunkle Gebiet dieser Vorgänge. Die theoretische Chemie legt eine über-

1) Ein durchgreifender Unterschied zwischen sogen. unorganischen und organischen Verbindungen wird gegenwärtig von seiten der theoretischen Chemie nicht anerkannt (Kekulé: Lehrb. d. org. Chem. I. p. 8. 1861), dennoch bleibt für die Physiologie der Gegensatz bestehen zwischen den Stoffen, welche die Pflanze von aussen her aufnimmt und denen, die sie aus jenen erzeugt; um diesen Unterschied auszudrücken, genügt es, jene als Nährstoffe, diese als Assimilationsproducte zu bezeichnen.

aus grosse Zahl genetischer Beziehungen der verschiedensten Pflanzenstoffe unter einander durch künstliche Zerlegungen und Combinationen dar und es ist nicht zweifelhaft, dass sehr viele dieser Metamorphosen in der Pflanze stattfinden; so lange wir aber nicht angeben können, in welcher Reihenfolge sie factisch eintreten, so lange wir nicht zeigen können, in welchen Zellen oder Geweben, zu welchen Zeiten und unter welchen Bedingungen sie wirklich eintreten, so lange bleiben wir auch auf dem Gebiete der blossen Vermuthung, die sich nur selten bis zur Wahrscheinlichkeit erhebt.

Wenn die experimentellen Untersuchungen uns die unentbehrlichen Nährstoffe der Pflanze, die chemischen Analysen die Assimilationsproducte derselben kennen lehren, wenn anderseits die theoretische Chemie die möglichen genetischen Beziehungen zwischen jenen und diesen aufdeckt, so bleibt es dann der Physiologie überlassen, alle diejenigen Thatsachen zusammenzustellen, die darüber Auskunft geben können, welche von jenen möglichen Vorgängen am wahrscheinlichsten oder wirklich stattfinden. Solche Thatsachen werden aber gewonnen durch ein sorgfältiges Studium der Vertheilung der verschiedenen Stoffe in der Pflanze, durch ihre Verfolgung innerhalb der einzelnen Zellen und Gewebe, durch die Darlegung ihrer Beziehung zur Entwickelung der Organe, durch Feststellung der Zeitverhältnisse in ihrem Auftreten. Die chemische Analyse giebt, weil sie die einzelnen Pflanzentheile nicht hinreichend sondern kann, eine zu vage Vorstellung von diesen Verhältnissen und sie muss in dieser Richtung durchaus von der mikrochemischen Methode unterstützt werden. Hier aber scheitert der Erfolg gewöhnlich daran, dass es an hinreichend charakteristischen Reactionen fehlt, welche unter dem Mikroskop verwendbar wären. Zum Glück sind solche Reactionen wenigstens für einige der verbreitetsten Assimilationsproducte bekannt, die zudem eine ganz bestimmte Beziehung zu den Entwickelungsvorgängen der Organe darbieten und so gewinnen wir wenigstens für diese eine erträglich zusammenhängende Einsicht, die oft freilich noch durch Hypothesen und Vermuthungen geniessbar gemacht werden muss. Die meisten dieser Stoffe darf man als die späteren oder letzten Producte des Stoffwechsels betrachten, dagegen fehlt es meist an Erkennungsmitteln für diejenigen Verbindungen, von denen man mit Wahrscheinlichkeit auf Grund theoretisch chemischer Betrachtungen annehmen dürfte, dass sie die Anfangsglieder in der Kette der chemischen Metamorphosen sind. — Dieser Zustand der Dinge wird es hinreichend erklären, dass wir auch den blossen Versuch einer Lösung der eingangs genannten Aufgabe nicht wagen und dafür die bekannteren Thatsachen und physiologischen Beziehungen, die sich vorzugsweise an die Endproducte des Stoffwechsels und die organisirten Gebilde knüpfen, darstellen. Indem wir dabei die organisirten Gebilde, das Protoplasma, den Zellkern, die Chlorophyllsubstanz, die Zellhaut gewissermaassen als das Ziel des Stoffwechsels hinstellen, und die übrigen Assimilationsproducte wesentlich nur darnach beurtheilen, ob und welche genetische Beziehung sie zu diesen darbieten, so werden wir an einer grossen Zahl von Pflanzenstoffen stillschweigend vorübergehen, insofern sie bis jetzt keine derartigen Beziehungen haben erkennen lassen und insofern ihre Bedeutung für das Pflanzenleben überhaupt bis jetzt nicht erkannt ist. Wir dürfen dies um so eher thun, als sie einerseits meist nicht allgemein im Pflanzenreich verbreitet sind, andrerseits aber in den chemischen Lehrbüchern das darüber Bekannte zusammengestellt wird. Es ist nicht Aufgabe der Physio-

logen chemische Verbindungen als solche zu beschreiben, sondern sie als Ursachen, Mittel und Zwecke der Lebensthätigkeit zu begreifen.

Wenn übrigens im Folgenden gewisse assimilirte, verbrennliche Stoffe kurzweg als Baustoffe der Organe bezeichnet werden, so ist dies nur als ein bequemerer Ausdruck zu betrachten; die organisirten Gebilde nämlichsetzen sich jederzeit aus Wasser, aus unverbrennlichen Stoffen (Asche) und aus sauerstoffarmen, verbrennlichen Assimilationsproducten zusammen, und es ist kein objectiv giltiger Grund vorhanden, der uns berechtigte, der einen oder anderen Gruppe eine überwiegende Wichtigkeit beizulegen. Auch geschieht es nicht aus diesem Grunde, wenn wir hier das Wasser und die Aschenbestandtheile vernachlässigen, sondern deshalb, weil jenes schon von einer Seite berücksichtigt worden ist und von anderer Seite noch später gewürdigt werden soll, während die Aschenbestandtheile in ihren Beziehungen zum Aufbau der Organe und zu den chemischen Metamorphosen der assimilirten Verbindungen noch so wenig bekannt sind, dass sie eine zusammenhängende Darstellung überhaupt nicht gestatten.

a. Die Baustoffe der Protoplasmagebilde.

§ 85. Die Substanz des Protoplasmas, des Zellkerns und die an sich farblose Grundmasse des Chlorophylls ist im isolirten Zustande chemisch noch nicht analysirt worden. Die Anwendung mikrochemischer Reagentien zeigt aber, dass eiweissartige[1] Verbindungen den wesentlichen niemals fehlenden Bestandtheil, so zu sagen das moleculare Gerüst derselben darstellen; damit stimmt es auch überein, dass die chemische Analyse in solchen Organen, welche nachweislich reich an Protoplasma und Zellkernen oder an Chlorophyll sind, jederzeit überwiegend hohe Procentgehalte an Eiweissstoffen nachweist.

Im frischen Zustand von weicher, oft scheinbar teigiger Beschaffenheit, werden sie durch Wärme von mehr als 50° C., durch Alkohol und verdünnte Mineralsäuren in eine festere, gegen Lösungsmittel resistentere Form übergeführt, die man mit dem geronnenen Zustand der Eiweissstoffe vergleichen oder doch auf eine ähnliche Umänderung eines Theils ihrer Substanz zurückführen kann. Im lebenden Zustand zeichnen sie sich zwar durch die auffallende Fähigkeit aus, gelöste Farbstoffe in sich nicht aufzunehmen, nach stattgehabter Tödtung dagegen sammeln sie diese aus ihren Lösungen in sich auf, und färben sich damit weit intensiver, als es die Lösung war, eine Eigenschaft die den Eiweissstoffen in gleicher Art, so wie die gelbe bis braune Färbung mit Iod zukommt. Unter den Lösungsmitteln ist zumal die Kalilauge so, wie bei den bekannten Eiweissstoffen wirksam, gegen andere Basen und Säuren verhalten sie sich sehr verschieden, doch nicht so, dass dies ihrer Eiweissnatur widerspräche; die Unterschiede treten überhaupt weniger hervor als das Uebereinstimmende.

Es ist aber für alle Fälle wahrscheinlich und in manchen Fällen gewiss, dass in der Substanz der Protoplasmagebilde zwischen den Molecülen der Eiweissstoffe verschiedene andere Substanzen enthalten sind, deren Reactionen zwar

---

1) Eine gedrängte Darstellung der chemischen und physikalischen Eigenschaften der Eiweissstoffe s. bei Ludwig: Lehrbuch der Physiol. der Menschen I.



durch die jener verdeckt werden, deren Anwesenheit aber aus anderen Thatsachen gefolgert werden muss, worauf wir geeigneten Ortes zurückkommen.

Dass das Protoplasma und der Zellkern vorwiegend aus eiweissartigen Stoffen bestehen, wird seit längerer Zeit wohl allgemein angenommen und ist von H. von Mohl, dem Entdecker des Protoplasmas, zuerst für dieses bestimmt ausgesprochen worden (Vegetabil. Zelle p. 200 ff.). Ueber die Natur der farblosen Grundmasse der Chlorophyllkörner und anderer Chlorophyllmassen (Bänder, Sterne, Klumpen u. s. w.), in denen der grüne Farbstoff bekanntlich nur einen verschwindend kleinen Gewichtstheil ausmacht, scheint man dagegen verführt durch Mulder's unbegreifliche Irrthümer unsicher geworden zu sein, obgleich schon Treviranus 1814 die Chlorophyllkörner (aus unbekannten Gründen) für grüngefärbte Eiweissballen hielt und Mohl ihre Eiweiss- (»Protein-«) Natur wenigstens für wahrscheinlich annahm (a. a. O. 204).

Eine Reihe von Reactionen, die ich 1863 in der Flora p. 193 ff. beschrieb, führte mich zu der im § ausgesprochenen Ansicht, zumal über die Grundsubstanz der Chlorophyllkörner.

1) Die Farbenreactionen lassen sich auf das farblose Protoplasma und den Zellkern ohne Weiteres (nach stattgefundener Tödtung) anwenden, dagegen hindert der grüne im Chlorophyll diffundirte Farbstoff dieselben in vielen Fällen, man entfernt ihn daher im Voraus durch Extraction mit Alkohol, der die Grundmasse des Chlorophylls in ihrer früheren Form und Grösse, doch im gehärteten, geronnenen Zustande zurücklässt. Da die meisten Chlorophyllkörner grosse Stärkeeinschlüsse beherbergen, welche die Reactionen der Chlorophyllsubstanz selbst stören können, so habe ich meine Untersuchungen vorzüglich an denen von Allium Cepa vorgenommen, da diese (mit Ausnahme einer Zellschicht dicht um die Gefässbündel herum: Stärkescheide) keine Stärke in sich erzeugen; mehr oder minder deutlich erkennt man dann dieselben Reactionen auch an stärkehaltenden Körnern. Im Folgenden verstehe ich unter Chlorophyll daher immer das in Alkohol entfärbte und zunächst, wenn nicht noch andere Namen genannt sind, nur das von Allium Cepa.

Das Iod wird aus seinen verschiedenen Lösungen von der Substanz des Protoplasmas, Zellkerns und Chlorophylls begierig aufgesammelt und bringt je nach der eingedrungenen Quantität hellgelbe bis dunkelbraune Färbungen hervor.

Farbstofflösungen bewirken an allen dreien lebhafte Färbungen, d. h. es dringt von der umspülenden Lösung mehr Farbstoff als Lösungsmittel in die Substanz ein. Zumal essigsaures Cochenillenextract und ammoniakalische Karminlösung sind leicht anwendbar[1]: die Färbung beginnt immer erst nach eingetretener Tödtung der Zelle, die das Reagens meist selbst veranlasst. Die Resistenz der lebenden Protoplasmagebilde gegen das Eindringen der Farbstoffe, eine ihrer merkwürdigsten Eigenschaften, macht sich auch bei Zellen mit intensiv gefärbtem (rothem, blauem) Zellsaft bemerklich, indem Protoplasma und Kern ungefärbt bleiben, sich aber sogleich intensiv färben, wenn die Zellen getödtet werden. Die farblose Grundmasse des Chlorophylls wird nicht nur bei A. Cepa sondern auch bei den stärkehaltigen Formen von Mais, Kartoffel, Georgine und sonst durch Cochenilleextract schön roth gefärbt.

Mit Salpetersäure kalt oder warm behandelt, mit Wasser ausgewaschen und mit Kalilösung oder Ammoniak versetzt, nimmt das Protoplasma, wie der Zellkern (A. Cepa, Solanum tub., Cucurbita) und die entfärbten Chlorophyllkörner (A. Cepa, Beta, Solanum tub.) die schön dunkelgelbe Färbung des Xanthoproteins an.

Ist schwefelsaures Kupferoxyd in die Substanz als concentrirte Lösung eingedrungen, und wird nach sorgfältigem Auswaschen Kalilösung zugesetzt, so nimmt sie bei dem Protoplasma und den entfärbten Chlorophyllkörnern eine violette Färbung an, die für den Zellkern noch zweifelhaft ist (Genaueres a. a. O.).

In allen diesen Reactionen stimmen die genannten Substanzen mit den bekannten Ei-

1) Vergl. O. Maschke: Bot. Zeitg. 1859. Nr. 3.



weissstoffen (Eiweiss, Kleber, Casein u. s. w.) überein. Die Anwendung des Millon'schen Reagens, die Färbung durch Schwefelsäure mit und ohne Zucker, die Violettfärbung durch Kochen in Salzsäure liefert weitere Beweise, ist aber von unsicherem, oft zweideutigem Erfolg.

2) Die Löslichkeit in Säuren und Alkalien bietet grössere Verschiedenheiten der drei Gebilde unter einander dar und selbst die gleichnamigen verhalten sich nach ihrem Alter oft verschieden. Vorher in Alkohol geronnen wird die Löslichkeit, wie es scheint, immer vermindert; die Chlorophyllsubstanz ist im Allgemeinen schwerer auflöslich als die des frischen, jungen Protoplasmas und Kerns. Die folgenden Angaben über Chlorophyllkörner beziehen sich ausschliesslich auf die von Allium Cepa.

Kali in starker Lösung: Nachdem dünne Schnitte frischer junger Blätter ³/₄ Stunden darin gelegen, waren die Chlorophyllkörner noch grün und in ihrer Form erhalten; Zusatz von Wasser zerstörte dann die Form, sie zerflossen in einen homogenen grünen Schleim; nachdem dann mit Essigsäure neutralisirt und Iodlösung zugesetzt worden war, zeigte sich eine feinkörnige gelbbraune Masse als Residuum der Chlorophyllsubstanz. — Dünne Schnitte grüner Blätter fünf Tage lang in der Kalilösung gelegen zeigten die Chlorophyllkörner zu einer homogenen, grünen, ölartigen, schmierigen Masse zusammengeflossen, die in Form runder Tropfen auch aus den Zellen getreten war; das Präparat erhielt sich 3 Wochen ebenso. — Dünne Schnitte von in Alkohol entfärbten Blättern seit 4 Tagen in starker Kalilauge gelegen, liessen die farblosen Chlorophyllkörner ihrer Form nach noch vollkommen erkennen, auf Zusatz von Wasser zerflossen sie sofort zu einer klaren Lösung, die sich nach Neutralisation mit Essigsäure und Zusatz von Iodlösung als feinkörnige Substanz von gelber Farbe niederschlug. — Nach ³/₄stündigem Liegen anderer Schnitte in Alkohol entfärbter Blätter in starker Kalilauge zeigten sich die Chlorophyllkörner meist in eine vacuolige, ölartige Tropfen bildende Masse verwandelt, welche im Wasser sich auflöste und durch Zusatz von Essigsäure und Iodlösung sich feinkörnig gelb niederschlug. — In einem anderen Fall zeigten Schnitte entfärbter Blätter noch nach 3 Wochen in starker Kalilösung liegend in vielen Zellen scheinbar wohlerhaltene Chlorophyllkörner, die aber in Wasser ebenfalls zerflossen. Demnach wird die äussere Form der Chlorophyllkörner durch starke Kalilösung erhalten, obgleich die Substanz dabei eine Veränderung erfährt, die sie in Wasser oder in verdünnter Lauge löslich macht[1]. Im Allgemeinen zeigt das Verhalten von Protoplasma und Zellkernen viel Uebereinstimmendes mit dem des Chlorophylls.

Ammoniakflüssigkeit, in welcher feine Schnitte grüner Blätter eine Stunde lang gelegen, liess die Form der Chlorophyllkörner äusserlich unverändert, ihre Substanz erschien aber gelockert und vacuolig; nach Auswaschen mit Wasser blieben die Körner (nicht wie beim Kali) in ihrer Form; Neutralisation mit Essigsäure und Zusatz von Iodlösung liess sie scharf conturirt, braun, vacuolig erscheinen; dagegen waren die Zellkerne in den Zwiebelschalen von Allium Cepa nach einstündigem Liegen in Ammoniak völlig gelöst, wenn sie sich im frischen Zustand befanden; vorher in Alkohol geronnen, wurden sie bei gleicher Behandlung nicht gelöst. — Das Protoplasma und die Zellkerne in dünnen Schnitten einer jungen Kürbisfrucht wurden durch zweistündige Einwirkung von Ammoniak gelöst und ihre Substanz durch Neutralisation mit Essigsäure und Zusatz von Iodlösung feinkörnig gelb niedergeschlagen.

Phosphorsäurelösung von 1060 sp. Gew. löste binnen 2 Stunden frische Chlorophyllkörner nicht auf, noch weniger die in Alkohol geronnenen. Auch die Zellkerne aus Zwiebelschalen und den Knollen von Helianthus tuberosus wurden in 2 Stunden nicht aufgelöst, doch stark verändert; dagegen verschwanden die Zellkerne einer sehr jungen Kürbisfrucht binnen ¹/₂ Stunde.

Englische Schwefelsäure löst von dünnen Schnitten frischer Blätter von Allium

1) Vergl. Max Schultze über Kalilauge als Conservationsmittel für protoplasmatische thierische Gebilde (Ueber den Bau der Nasenschleimhaut. Halle 1862. p. 92).



Cepa die Zellwände vollkommen auf und lässt die »Primordialschläuche« übrig, die nach dem Aussüssen mit Wasser und Zusatz von Iod sich bräunen und an denen sodann die Ueberreste der Chlorophyllkörner als knopfartige Verdickungen erscheinen; dasselbe geschieht bei den in Alkohol entfärbten Blättern. Das Protoplasma und die Zellkerne, wenigstens jüngerer lebensfrischer Zellen scheinen dagegen durch Schwefelsäure rasch völlig aufgelöst zu werden, wobei sich die zerfliessende Substanz gewöhnlich rosenroth bis braun färbt.

Essigsäure lässt die Form der frischen Chlorophyllkörner fast unverändert, durch Kochen werden sie grumös, doch nicht gelöst. Auch die Zellkerne der Zwiebelschalen waren nach dreistündigem Liegen in der Säure nicht gelöst, doch sehr aufgequollen. Es ist schliesslich zu bemerken, dass von allen genannten Lösungsmitteln immer ein sehr grosses Quantum im Verhältniss zur Masse des Pflanzentheils angewendet wurde.

§ 86. Das genetische Verhältniss des Zellkerns zum Protoplasma braucht hier nur insoweit berührt zu werden, als es geeignet ist, die stofflichen Beziehungen zu erläutern. — Soweit die sehr schwierigen und maassgebenden Beobachtungen reichen, erscheint der Zellkern durchaus als ein secundäres Product gegenüber dem Protoplasma aus dessen Substanz die seinige sich ausscheidet und formt, um sich bei vorkommender Auflösung vor der Zelltheilung wieder mit ihr zu vermischen. Bei den sehr lang gestreckten Zellen mancher Algen, allen Flechten- und den allermeisten Pilzfäden[1] fehlt er ganz. — Die Auflösung des Zellkerns vor der Theilung der Pollen- und Sporenmutterzellen, die Neubildung zweier oder mehrerer Kerne[2], um welche sich das Protoplasma ansammelt, macht den Eindruck, als ob die Kernsubstanz sich zunächst mit der des Protoplasmas vermischte, um sich dann um mehrere neue Centra wieder zu sammeln, doch muss dabei eine Vermehrung der Kernsubstanz stattfinden, insofern die neuen Kerne zusammen ein grösseres Volumen, also wahrscheinlich auch eine grössere Masse haben, als der ursprüngliche Kern. Eine Neubildung der Kernsubstanz tritt deutlicher dort hervor, wo wie in den Sporenmutterzellen von Anthoceros[3] und im Embryosack der Phanerogamen der alte Kern persistirt, während im Protoplasma neue Kerne sich bilden, deren Substanz sich aus der des Letzteren ausscheidet und um neue Centra herum ansammelt.

Vor der Ausscheidung der neuen Zellkerne, nach vorhergehender Auflösung des alten oder ohne eine solche scheint also die kernbildende Substanz zwischen den Molecülen des Protoplasmas sich zu bewegen und vielleicht durch chemische Umwandlung eines Theils der letzteren sich erst zu bilden und zu mehren. Ueber die chemische Natur der sogen. Kernkörperchen ist nichts bekannt; sie scheinen aus der Substanz des Kerns sich auszuscheiden.

Ob ausserdem eine Vermehrung der Zellkerne durch Theilung vorkommt, oder ob nicht alle dahin gedeuteten Fälle nur eine rasche Neubildung zweier neuen Kerne nach vorgängiger Auflösung des alten sind (A. Braun, Verjüngung p. 266) braucht hier nicht entschieden zu werden, obwohl das Letztere wahrscheinlicher sein dürfte. Wenn Zellkerne wirklich durch Theilung entstehen, so nehmen sie doch bei ihrem dann nothwendig nachfolgenden Wachsthum ihre Nährsubstanz, ihr Baumaterial aus dem Protoplasma auf, von dem sie dicht umhüllt sind, und auf die unmittelbare Herkunft der Substanz kommt es hier allein an. Dass Kerne niemals ausserhalb des Protoplasmas, im Zellsaft, entstehen, ist gewiss.

---

1) De Bary: Flora 1862. p. 247. Pringsheim: Verh. d. Leopoldina Bd. 15. I. Abth. p. 442.
2) Vergl. Hofmeister: Vergleichende Unters. u. s. w. der höheren Kryptogamen 1851. p. 72.
3) H. v. Mohl: Vermischte Schriften 1845. p. 88 und Hofmeister: Vergl. Unters. 1851. p. 7.



Die genauesten und am meisten ins Einzelne des Vorgangs gehenden Beschreibungen der Auflösung und Neubildung von Zellkernen hat Hofmeister mitgetheilt. Nach ihm[1]) wird bald nach dem Freiwerden der Pollenmutterzelle ihre bevorstehende Theilung durch Auflösung des Zellkerns eingeleitet, wobei die Grösse desselben zu, die Schärfe seiner Umrisse abnimmt und sein Kernkörperchen verschwinden. »Endlich ist der Mittelraum der Zelle nur von klarer das Licht aber stark brechender Flüssigkeit erfüllt, die von der einer Vacuole schon dadurch sich unterscheidet, dass keine scharfe Abgrenzung derselben von dem körnigen Protoplasma stattfindet, welches die peripherische Region des Zellraums einnimmt. Bei kurzer Einwirkung reinen Wassers gerinnt die klare Flüssigkeit der Zellenmitte zu mehreren Klumpen unbestimmter Gestalt.« — »Die neu entstehenden zwei Zellkerne erscheinen bei ihrem ersten Auftreten sofort in ihrer späteren Grösse, als ellipsoidische in selteneren Fällen aber als beinahe kugelige Tropfen einer kaum merklich durch feine Körnchen getrübten Flüssigkeit, welche das Licht nur wenig stärker bricht als die sie umgebende Inhaltsflüssigkeit (?) der Zelle. Kernkörperchen treten in dem secundären Zellkerne in der Regel erst späterhin auf. Die Grenzen der neuen Zellkerne sind oft schwierig zu erkennen.« Aehnliches sagt er von der Neubildung der Kerne im Embryosack vor und nach der Befruchtung a. a. O. p. 670. 693.

§ 87. **Die genetische Beziehung des Chlorophylls zum Protoplasma** ist der des Kerns insofern ähnlich, als auch dieses Gebilde als ein Product der Trennung vorher mit dem Protoplasma innig gemengter Substanzen erscheint[2]). So wie es bei vielen Zellen von Algen, Pilzen und Flechten noch nicht zur Sonderung von Protoplasma und Kern kommt, so tritt auch eine räumliche Trennung von Chlorophyll und Protoplasma bei den homogen grüntingirten Zellen der Protococcaceen und Palmellaceen sowie den Flechtengonidien nicht ein. Hier verbreitet sich der grüne Farbstoff in dem Protoplasma, die Chlorophyllsubstanz erscheint ohne Weiteres als grün gefärbtes Protoplasma, welches bei der Vermehrung der Zellen genau dieselbe Rolle spielt, wie sonst das farblose[3]). Bei den Algenfamilien von sehr hoher Entwickelung der einzelnen Zelle, den Conjugaten tritt eine entschiedene räumliche Sonderung des grüngefärbten und des farblosen Protoplasmas ein; jenes nimmt bestimmte Formen (Platten, Sterne, Bänder u. s. w.) an, dieses bleibt beweglich (z. B. Spirogyra). Auch in diesen Fällen betheiligt sich das Chlorophyll noch lebhaft an den Formveränderungen des Protoplasmas während der Zelltheilung und Zellenverschmelzung (Conjugation); auf welche Art die Trennung des grünen von dem farblosen Protoplasma in diesen Zellen stattfindet, ist nicht näher bekannt. Wo, wie bei vielen Algen und allen Pflanzen von den Moosen aufwärts das Chlorophyll in Form von Körnern vorkommt, da erscheint es immer neben farblosem Protoplasma und neben dem Zellkern; bei den Formveränderungen, den Theilungen und dem Wachsthum der Zellen erscheint es mehr passiv gegenüber dem autonomen Verhalten des farblosen Protoplasmas. Die Entstehung der Chlorophyllkörner aus dem letzteren ist unzweifelhaft, sowohl die farblose, protoplasmatische Grundmasse als auch der grüne Farbstoff der Körner sondert sich aus dem ursprünglichen Proto-

1) Hofmeister, Neue Beiträge zur Kenntniss der Embryobildung der Phanerogamen II. Monocotyledonen p. 634 (Abh. der Königl. Sächs. Ges. d. Wiss. VII).

2) Die genetische Beziehung der Chlorophyllkörner zum Protoplasma wurde schon von H. v. Mohl angegeben. Veget. Zelle p. 204.

3) Man vergleiche z. B. die Entstehung der Schwärmsporen von Hydrodictyon mit der bei Achlya.



plasmakörper der Zellen aus, wobei oft (z. B. in den meisten Blättern) nur unbedeutende Quanta farblosen Protoplasmas übrig bleiben. Diese Entwickelung habe ich zumal bei den wandständigen Chlorophyllkörnern verfolgt und die Annahme von Gris, wonach die Chlorophyllkörner ein Product des Zellkerns sein sollen, entbehrt jeder Begründung. Die beiden Bestandtheile des Chlorophyllkorns, die Grundmasse und der Farbstoff sind in ihrer Entstehung bis zu einem gewissen Grade unabhängig von einander: in dem noch nicht gesonderten Protoplasma entsteht nämlich ein gelber Farbstoff, der schon lange, bevor die Körner sich bilden, vorhanden sein kann und dessen Umwandlung in den grünen Farbstoff bei den Mono- und Dicotylen wenigstens von dem Einflusse des Lichts abhängt, während die Absonderung, die Gestaltung der Körner selbst unabhängig davon stattfindet; es kann daher, je nach den Beleuchtungsverhältnissen, das ursprüngliche Protoplasma schon vor der Körnerbildung ergrünen, oder es bleibt während derselben gelb oder es findet das Ergrünen und die Bildung der Körner gleichzeitig statt. In einer Zelle, welche wandständige Chlorophyllkörner bilden soll, ist vorher ein farbloses, völlig homogenes, körnchenfreies Protoplasma vorhanden (so in den Primordialblättern der Mono- und Dicotylenkeime vor beginnender Keimung), welches einen dicken Wandüberzug darstellt und den Zellkern in sich beherbergt. In diesem Protoplasma entsteht sodann das gelbe Chromogen des grünen Farbstoffs; die gelbe oder bereits ergrünende wandständige Gallertmasse zerfällt dann (ähnlich wie bei der Gonidienbildung von Hydrodictyon) in wandständige dicht beisammen liegende polygonale Portionen; die Verfolgung dieses Vorgangs macht den Eindruck, als ob in dem protoplasmatischen Wandüberzug zahlreiche gleichweit von einander abstehende Anziehungsmittelpuncte sich herstellten, um deren jeden sich eine Portion des gelben Protoplasmas ansammelt; jede Ansammlung tritt nach dem Inneren der Zelle hin als Auftreibung vor, und ist von den benachbarten durch thalartige Vertiefungen getrennt, diese letzteren schneiden immer tiefer ein, bis die Portionen wirklich getrennt sind; sie liegen alsdann an einer farblosen Schleimschicht, dem Primordialschlauch, der sie von der Zellwand trennt und der als Ueberrest des Protoplasmas gleichzeitig mit den Chlorophyllkörnern erscheint; in vielen Fällen bleibt kein anderes farbloses Protoplasma übrig (Blätter von Phaseolus, Dahlia, Helianthus tub. u. a.). In anderen Fällen z. B. dem ergrünenden Cotyledon von Allium Cepa sammelt sich das gelbe Protoplasma zunächst um den centralen Zellkern, tritt dann mehr und mehr an die Wand hinüber, während die Vacuolen im Zellenleib sich vergrössern und zerfällt hier in Körner, während noch farblose Protoplasmafäden, vom Kern zur Wand gehend übrig bleiben. Die Entstehung der nicht wandständigen Chlorophyllkörner, welche von dem Protoplasma getragen in der Zelle herumgeführt werden, ist nicht genügend verfolgt; sie entstehen offenbar durch Ansammlung der Substanz, deren Molecüle im Protoplasma verbreitet waren, um gewisse Anziehungspuncte; wenn das Protoplasma in solchen Fällen vorzugsweise um den Kern angehäuft ist, so entstehen die Körner, wie es scheint besonders dort und werden von den Stromfäden weiter geführt; der wesentliche Unterschied zwischen Zellen mit wandständigen und wandernden Chlorophyllkörnern scheint in dem Quantum von farblosem echtem Protoplasma zu liegen, welches bei der Körnerbildung übrig bleibt; bei jenen sehr gering oder null, ist es bei den letzteren massenhaft genug um die Chlorophyllkörner zu bewegen.



Versucht man es, sich eine klarere Vorstellung von den inneren Vorgängen bei der Entstehung der Chlorophyllkörner zu bilden, so lässt sich etwa Folgendes sagen: Niemals entstehen Chlorophyllkörner im Zellsaft, sondern immer in dem Protoplasma selbst. In der Substanz des Letzteren bilden sich, zwischen seinen Molecülen zerstreut, Substanztheilchen von wenigstens zweierlei Art; nämlich solche von eiweissartiger Natur und solche eines Chromogens, welches den grünen Farbstoff liefert. Beiderlei Molecüle, anfangs im Protoplasma gleichmässig vertheilt, sammeln sich später um bestimmte Anziehungsmittelpuncte, wobei sie sich von denen des Protoplasmas selbst mehr und mehr absondern und unter sich zusammenlagern, Chlorophyllkörner bilden; der Ueberrest von wirklichem Protoplasma kann dabei sehr klein (wandständige Chlorophyllkörner) oder mehr oder minder überwiegend sein (in Zellen mit beweglichen Chlorophyllkörnern, z. B. bei Cucurbita Pepo in den Haaren). Jedes Chlorophyllkorn stellt dann einen soliden[1], homogenen Klumpen von weicher, oft schleimiger Substanz dar, in welcher die eiweissartigen Molecüle, die die überwiegende Masse bilden, überall mit den Farbstoffmolecülen gleichmässig zusammengelagert sind. Die später auftretenden Stärkeeinschlüsse haben mit der Entstehung der Chlorophyllkörner gewöhnlich absolut Nichts zu thun, sie sind vielmehr ein Product der Lebensthätigkeit derselben, zu dessen Erzeugung sie durch den Einfluss des Lichts angeregt werden. Ausnahmsweise und in Organen, die ursprünglich zur Chlorophyllbildung nicht bestimmt sind, wie bei den am Licht liegenden Kartoffelknollen kann es vorkommen, dass sich früher farbloses Protoplasma um Stärkekörner herumlagert, sie einhüllt und dabei selbst ergrünt[2]; derartige Formen sollte man, wenn ihre Entstehungsart wirklich diese ist, als falsche oder nachahmende Chlorophyllkörner unterscheiden. Von nur untergeordneter Bedeutung, gegenüber dem Vorkommen des Chlorophylls in den Laubblättern, sind auch die nach Weiss im Fruchtfleisch (von Lycium barbarum und Solanum dulcamara) auftretenden »Chlorophyllbläschen«[3]: ausser gewöhnlichen mit dem Protoplasma herumschwimmenden Chlorophyllkörnern finden sich daselbst anfangs farblose runde Protoplasmaballen (Bläschen), in denen Stärkekörner enthalten sind, auf welche sich ein Theil der granulösen Substanz ergrünend niederschlägt und so stärkehaltige Chlorophyllkörner bildet, die in der farblosen Kugel (Bläschen) zu mehreren beisammenliegen. Zu den Vorkommnissen von untergeordneter Bedeutung gehört es endlich, wenn zuweilen, wie im Endosperm der Mistel (vielleicht vieler unreif grüner Embryonen) wolkige, flockige Protoplasmamassen sich grün färben.

Die unmittelbar aus dem Protoplasma entstandenen Chlorophyllkörner der oben als typisch beschriebenen Form können sich durch Zweitheilung vermehren: ein sehr verbreiteter Vorgang bei Kryptogamen[4], selten dagegen bei Mono-

1) In der unendlichen Mehrheit der Fälle sind sie solid; zuweilen mag es sich ereignen, dass sie, gleich dem anfangs soliden Protoplasmakörper einer Zelle Vacuolen in sich aufnehmen, die sich mit Saft füllen: Vergl. A. Gris, Ann. des sc. nat. 1857. VII. Schluss des 1. Abschnitts über Phajus und Acanthophippium).

2) Böhm: Sitzungsber. d. kais. Ak. d. W. Wien 1857. p. 30.

3) A. Weiss: Sitzungsber. d. kais. Ak. d. W. Wien, naturw. Kl. Cl. XLIX. B. I. Abth. 1864: Unters. über die Entwickelungsgesch. der Farbstoffe in den Pflanzenzellen.

4) Bei den Charen von Nägeli entdeckt (Zeitschrift f. wiss. Bot. 1847. p. 111); in den Pa-



und Dicotylen[1]). Die Theilung findet statt durch quere Einschnürung des sich biscuitförmig verlängernden Korns.

Sowohl die ursprünglich aus dem Protoplasma wie die durch Theilung entstandenen Chlorophyllkörner wachsen nachträglich durch Intussusception weiter und erreichen nicht selten das Vielfache ihres anfänglichen Volumens; bei den wandständigen ist das Wachsthum dem des Zellhautumfanges proportional; es scheint, dass dieses Wachsthum ausschliesslich unter dem Einflusse des Lichts stattfindet, auch bei solchen Körnern, die sich im Finstern durch Absonderung aus dem Protoplasma gebildet haben. Von diesem eigentlichen Wachsthum der Chlorophyllsubstanz selbst ist aber die blosse Umfangszunahme der Körner zu unterscheiden, wenn diese in ihrem Inneren Stärke bilden, wodurch die die äussere Schicht bildende Chlorophyllsubstanz ausgedehnt wird. In welcher Art die wirkliche Substanzzunahme des Chlorophylls erfolgt, ist unbekannt: wo die Körner im Protoplasma eingebettet liegen, könnte man annehmen, dass sie aus diesem ihr Baumaterial unmittelbar aufnehmen; diess scheint aber unmöglich bei wandständigen Körnern solcher Zellen, die kein sichtbares Protoplasma oder nur sehr wenig enthalten; hier dürften sie aus dem Zellsaft gelöstes Eiweiss oder andere Verbindungen imbibiren, die sie erst in ihrem Inneren, d. h. zwischen ihren Molekeln in Chlorophyllsubstanz umwandeln und zurückhalten.

Die ersten ausführlichen Untersuchungen über die Entwickelung der Chlorophyllkörner hat A. Gris veröffentlicht[2]; er gelangte zu dem Resultat, dass die Chlorophyllkörner auf verschiedene Art entstehen können: eine von dem Zellkern ausgehendegrüne Gallert (une gelée verte émanée du nucleus) verbreitet sich über die Zellwand (in den Blättern von Vanilla, Solanum tub., Hortensia, Vicia Faba, Magnolia, Glycine u. s. w.), dem gehe, wie bei Sempervivum, Lilium, zuweilen ein Schleimnetz voraus, in welchem grüne Körnchen schwimmen, oder die Gallert entferne sich nur wenig vom Kern oder gar nicht (Acuba japonica); die grüne Gallert theile sich in polyedrische Fragmente oder es isoliren sich sphärische Massen. Die Bildung von Körnern könne aber auch durch Umhüllung schon vorhandener Amylumkörner mit grüner Gallert eintreten (Acuba japonica), doch seien die Stärkeeinschlüsse des Chlorophylls im Allgemeinen spätere Bildungen (Solanum tub., Hortensia, Magnolia); »sei es nun, dass die Segmentation anfangs in der Umgebung des Nucleus stattgefunden habe, in dem Falle nämlich, wo die grüne Gallert die Zellwand bedeckt, oder sei es, dass die grüne Gallert, die sich von ihm nicht entfernt hat, wirklich nur in seiner Nähe sich getheilt habe, man sieht den Nucleus sehr oft von Chlorophyllkörnern umgeben.« Zuweilen sollen dieselben so zu sagen aus dem Zellkern herauswachsen. Diese Beziehung der Chlorophyllbildung zum Zellkern, gegen die ich mich schon früher ausgesprochen habe, ist bestimmt keine allgemeine, und noch weniger eine nothwendige. Die Angabe, dass oft das die Körner erzeugende Protoplasma zuerst um den Kern angehäuft ist und schon hier oder erst nach seinem Uebertritt zur Zellwand in Körner zerfällt, nöthigt, wenn man die Bewegung und Entwickelung des Protoplasmas kennt, keineswegs zu jener Annahme[3]). Ganz

---

raphysen der Blüthe von Funaria und den Blättern von Mnium roseum von mir, in den Vorkeimen der Equiseten von Milde (Verh. der Leopoldina 15. Bd. 2. Abth. 624) gesehen; in denen der Polypodiaceen von Wigand (Bot. Unters. 37), bei Anthoceros und Fissidens von Hofmeister (Keimung u. s. w. der höheren Kryptog. 3,4,10,65) beschrieben.

1) Bei Piperaceen wurde die Theilung genau beobachtet von Sanio (Bot. Zeitg. 1864. p. 199).

2) A. Gris: Recherches microscopiques sur la Chlorophylle, Ann. des sc. nat. 1857. VII. p. 179 ff.

3) Das Protoplasma häuft sich gern um den Kern an, und da das Protoplasma die Chloro-



bestimmt ist aber keine Beziehung zum Zellkern vorhanden: 1) bei den chlorophyllhaltigen Zellen mancher Algen und Flechten, die des Kerns entbehren und 2) bei allen von mir untersuchten Blättern phanerogamer Pflanzen mit von Anfang an wandständigen Chlorophyllkörnern. Gris hat ausserdem auch die Unabhängigkeit des Gestaltungsvorganges der Körner von dem Ergrünen des Protoplasmas übersehen[1]).

Ich habe die Bildung der wandständigen Chlorophyllkörner nach der im § geschilderten Art aus einem wandständigen dicken, gallertartigen Protoplasmaüberzug in den Laubblättern und ergrünenden Cotyledonen zahlreicher Pflanzen beobachtet; sehr feine Schnitte und eine starke Vergrösserung sind unerlässlich. Der zum Zerfallen in wandständige Chlorophyllkörner bestimmte Protoplasmabeleg ist bei den Primordialblättern der Embryonen von Phaseolus, Vicia Faba, Ricinus, Helianthus u. a. schon im ruhenden Samen vor der Keimung als eine sehr scharf begrenzte Substanz von eigenthümlicher Lichtbrechung und sehr homogenem Aussehen (ohne eingestreute Körnchen) zu erkennen, erst später bei der Keimung, wenn sich die Masse gallertartig erweicht, wird sie gelb durch das Chromogen des grünen Farbstoffs, welcher sich jetzt auf Zusatz von Schwefelsäure grün färbt, und noch später zerfällt sie in dicht beisammenliegende Körner entweder unter gleichzeitigem oder nachfolgendem oder vorhergehendem Ergrünen der Substanz. Findet die Entwickelung der Keimpflanzen oder Triebe von Knollen und Zwiebeln im Finstern statt, so bleibt die körnerbildende Substanz bei Mono- und Dicotylen gelb, während sie in Körner zerfällt; es tritt dies gewöhnlich erst dann ein, wenn die Pflanzen das Ende ihres Wachsthums im Finstern erreicht haben; ich habe diesen Vorgang ausser bei den vorhingenannten Keimpflanzen auch bei denen von Zea Mais, Cucurbita, bei den Blättern im Finstern austreibender Zwiebeln von Allium Cepa, Tulipa und Knollen von Beta vulgaris, Apium graveolens, Dahlia variabilis, Helianthus tuberosus u. a. sorgfältig studirt[2]). Das Zerfallen des Wandüberzuges in Körner findet im Licht weit schneller statt als im Finstern und kann daher im letzteren Falle genauer in seinen einzelnen Stadien beobachtet werden. In allen genannten Fällen findet der Vorgang nach dem durch Fig. 40 dargestellten Schema *A*, *B*, *C* statt, welches nach etiolirten Blättern kräftiger im Finstern erwachsener Sprosse von Dahlia variabilis gezeichnet ist: *A* Zellschichten von der Oberfläche eines Querschnitts eines 4 Ctm. langen etiolirten Blattes an einem 60—70 Ctm. hohen Spross; das in der Zeichnung dunkler gehaltene völlig homogene, schön gelbe Protoplasma, welches an einer Stelle den Kern einschliesst (*a*, *b*), beginnt soeben sich zu theilen; zahlreiche Protuberanzen und dazwischenliegende Einschnitte bezeichnen die beginnende Theilung der noch zusammenhängenden Masse; *B* zeigt einige Zellen von der Oberseite eines um 2 Internodien tiefer stehenden, also älteren Blattes an demselben Spross; hier ist die Theilung vollendet, mit Ausnahme der Zelle rechts oben; das gelbe Protoplasma ist in gelbe Chlorophyllkörner zerfallen; *C* stellt eine Zelle von der Oberseite eines Blattes vor, nachdem dasselbe längere Zeit dem Licht ausgesetzt war, die früher gelben Chlorophyllkörner sind auf das Mehrfache ihres Volumens gewachsen, dichter gedrängt und dunkelgrün geworden (das Wachsen der Körner scheint erst nach dem Ergrünen einzutreten); in diesen ausgebildeten Chlorophyllkörnern hat die Stärkebildung begonnen, *D* zeigt einige aus der Zelle gefallene, in denen die kleinen Amylumkörner liegen. Der einzige Ueberrest von Protoplasma in derartigen Zellen ist, wie erwähnt, der sogenannte Primordialschlauch, der als äusserst feiner Ueberzug zwischen Zellwand und Chlorophyllkörnern übrig bleibt; durch Einwirkung

phyllkörner erzeugt, so ist es natürlich, dass diese in der Nähe des Kerns liegen; bei von Anfang an wandständigen Chlorophyllkörnern besteht auch diese Beziehung nicht.

1) Auch in seiner neuesten Arbeit (Recherches anat. et physiol. sur la germination par A. Gris. Paris 1864) bildet er die das Chlorophyll erzeugende wandständige Schicht immer schon ergrünt ab.

2) J. Sachs in der Abh. »Ueber den Einfluss des Lichts auf die Bildung des Amylums in den Chlorophyllkörnern« in Bot. Zeitg. 1862. Nr. 44 und »Ueber Auflösung des Amylum in den Chlorophyllkörnern« Bot. Zeitg. 1864. p. 289.

von Alkohol contrahirt ist er in *K* durch die Linie *p* dargestellt, *h* bedeutet die Zellhaut, dieser aus dem Parenchym der Blattunterseite von Vicia Faba entnommenen Zelle[1]).

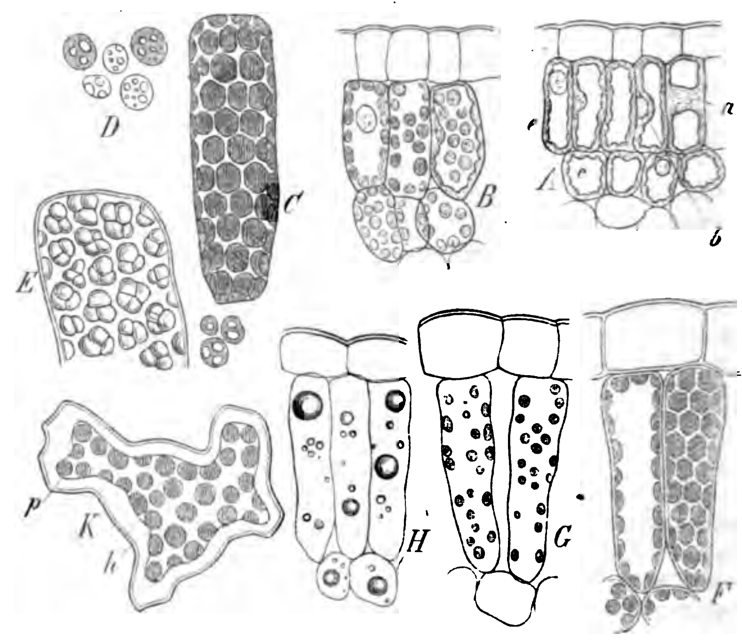


Fig. 40.

Abweichend von den hier genannten Fällen und übereinstimmend mit einigen Angaben von Gris, ist in den Parenchymzellen des Cotyledons des keimenden Samens von Allium Cepa das Protoplasma zuerst um den centralen Zellkern angesammelt; während die Zelle wächst und im anfangs soliden Protoplasma Vacuolen auftreten, färbt sich dieses gelb (oder sogleich grün, je nach Temperatur und Licht) und fliesst in dicken Strängen zur Zellwand hinüber, wo es in grüne (oder gelbe) Körner zerfällt, hier bleibt jedoch ein deutliches, strömendes Protoplasmanetz nach der Absonderung der Körner übrig[2]).

Der gelbe Farbstoff des noch nicht in Körner zerfallenen oder bereits in solche geformten Protoplasmas etiolirter Zellen, lässt sich, gleich dem am Licht ergrünten Chlorophyll mit Alkohol ausziehen; die farblose zurückbleibende Grundmasse verhält sich gegen alle Reagentien wie Protoplasma; niemals enthalten gelbe Chlorophyllkörner eine Spur von Stärke.

Im Parenchym der Internodien von Peporomia beobachtete Sanio[3]) eine Bildungsweise der Chlorophyllkörner, welche z. Th. mit manchem von Gris, z. Th. mit dem an Allium (Keimpflanze) von mir gesehenen Vorgang Aehnlichkeit hat. Der anfangs centrale Zellkern ist von Protoplasma umhüllt, welches durch Stromfäden mit dem Primordialschlauch verbunden ist; die sehr jungen Chlorophyllkörner sind sowohl in der Umgebung des Kerns als auch in den Fäden dem Protoplasma eingebettet; ihre erste Entstehung hat Sanio nicht beobachtet. Die jüngsten Formen machen den Eindruck einer »Massenansammlung« des Protoplasmas an bestimmten Stellen, anfangs sind sie schwach begrenzt, sehr klein und blass; später werden sie schärfer contourirt und dunkler grün. Später zieht sich das Protoplasma

1) Die Erklärung der übrigen Figuren dieses Holzschnitts s. in den folgenden §§.

2) Sachs: Keimung des Samens von Allium Cepa, Bot. Zeitg. 1863. p. 65 und eine Abbildung Taf. III. Fig. III.

3) Sanio, Botan. Zeitg. 1864. p. 198 ff.

ganz an die Wand der Zelle, an die sich nun auch der Zellkern anlegt, um welchen die kleinen Chlorophyllkörner liegen, sie verlassen ihn aber später und zerstreuen sich über die Zellwand. Um diese Zeit, wo die Körner noch sehr klein sind, fangen sie an sich durch Theilung zu vermehren, meist in zwei, selten in drei Theilkörner zerfallend. Aehnlich sind die Verhältnisse in den sehr protoplasmareichen Haarzellen von Cucurbita Pepo, in denen sich zahlreiche kleine Chlorophyllkörnchen bilden und mit dem Protoplasma herumschwimmen; auch hier sammeln sie sich gern in dem den Zellkern umhüllenden Protoplasmaklumpen; ob sie sich hier durch Theilung mehren, ist mir unbekannt.

§ 88. Chemische Wirkungen des Chlorophylls. Das grün gefärbte Protoplasma, in welcher Form es immer auftrete, ist das Organ der Assimilation, d. h. es vermittelt die Bildung kohlenstoffhaltiger organischer Pflanzenstoffe aus Kohlensäure und Wasser unter Abscheidung von Sauerstoff, wobei es von den Lichtstrahlen einen Theil der Kräfte empfängt, die zur Ueberwindung der Affinität des Sauerstoffs zum Kohlenstoff und Wasserstoff erforderlich sind. Der chemische Vorgang selbst, durch welchen die Elemente der Kohlensäure und des Wassers zu einer ternären Verbindung zusammentreten, ist unbekannt; wahrscheinlich aber findet der Vorgang innerhalb der Chlorophyllsubstanz selbst, d. h. zwischen deren Molecülen statt, indem dieselbe Kohlensäure in sich absorbirt (vielleicht condensirt) und zugleich von Wasser durchdrungen ist. Hier folgen wahrscheinlich verschiedene chemische Processe aufeinander, deren Endresultat aber gewöhnlich in der Bildung von Amylum oder Zucker innerhalb der Chlorophyllsubstanz besteht. Die secundäre Erzeugung von Stärke in derselben ist überaus verbreitet, und wo sie in seltenen Fällen nicht eintritt, wird bestimmt oder wahrscheinlich Glycose gebildet. Die wichtigsten Beziehungen dieser Thatsache liegen, wie ich gezeigt habe, darin, dass die Stärkeerzeugung genau an dieselben Bedingungen geknüpft ist, wie die Sauerstoffabscheidung, dass die im Chlorophyll entstehende Stärke unabhängig ist von der Gegenwart solcher organischer Stoffe, die möglicherweise sich in Stärke umwandeln könnten, dass dagegen die im Chlorophyll erzeugte Stärke im Finstern aufgelöst wird, die Chlorophyllkörner verlässt und den anderen stärkeverbrauchenden Organen zugeführt wird.

α) Was zunächst den am Anfang des Paragraphen ausgesprochenen Satz betrifft, so reichen die längst bekannten Thatsachen zu seiner Begründung vollkommen aus, und es ist eine auffallende Erscheinung in der Geschichte der Pflanzenphysiologie, dass man das Chlorophyll nicht längst mit bestimmten Worten als das Organ der Sauerstoffabscheidung bezeichnet hat: alle chlorophyllhaltigen einzelnen Zellen und Gewebe zeigen diese Function, alle nicht grünen zeigen sie nicht; die chlorophyllhaltigen Zellen unterscheiden sich aber von den nicht chlorophyllhaltigen im Allgemeinen durch nichts als durch den Chlorophyllgehalt, und die sonst chlorophyllhaltigen und sauerstoffabscheidenden Zellen sind zu dieser Function untauglich, wenn sie noch kein Chlorophyll enthalten (etiolirt sind) oder wenn sie es verloren haben (im Herbst oder sonst). In der That erfreuen sich wenige Sätze der Physiologie einer so vollkommen inductiven Grundlage, wie der, dass das Chlorophyll das Organ der Sauerstoffabscheidung ist, und wenige Sätze im ganzen Gebiet der Naturwissenschaft sind so folgenreich wie dieser.

β) Wie schon mehrfach erwähnt, ist die Bildung neuer Pflanzensubstanz

aus Kohlensäure und Wasser unter Mitwirkung anderer Verbindungen nur dann möglich, wenn ein gewisses Quantum Sauerstoff abgeschieden wird, weil alle assimilirten Pflanzenstoffe ohne Ausnahme weniger Sauerstoff enthalten, als zur Ueberführung ihres Kohlenstoffs in Kohlensäure und ihres Wasserstoffs in Wasser nöthig wäre. Wenn wir demnach die Ueberführung der unorganischen Nährstoffe, zunächst des Wassers und der Kohlensäure, in irgend welche assimilirte Verbindungen als Assimilation bezeichnen, so folgt, dass das Chlorophyll das Assimilationsorgan der Pflanze ist, insofern es die Grundbedingung aller Assimilation, die Sauerstoffabscheidung, erfüllt. Chemische Umänderungen assimilirter Stoffe, die Verwandlung von Stärke in Zucker und Fett und umgekehrt, von Zucker in Zellstoff und umgekehrt u. s. w. können in jeder beliebigen Zelle stattfinden, gleichgiltig ob sie Chlorophyll enthält oder nicht; die Neubildung kohlehaltiger organischer Stoffe aus Kohlensäure und Wasser aber gelingt allein den chlorophyllhaltigen Zellen; das ist der radicale Unterschied des blossen Stoffwechsels farbloser und der Assimilation chlorophyllhaltiger Zellen, ein Unterschied, der alle grünen Pflanzen in ihren Ernährungsbedingungen von den nicht grünen trennt, der die nicht grünen Organe einer Pflanze von ihren chlorophyllhaltigen Theilen absolut abhängig macht, und die Theilung der physiologischen Arbeit bedingt.

γ) Das, wenn auch nicht ausnahmslose, so doch allgemeine Vorkommen von Stärkekörnern innerhalb der Chlorophyllkörner wurde zuerst von H. v. Mohl[1] aufgefunden und seitdem durch Nägeli[2]), Gris, Böhm[3]) und von mir bestätigt und verallgemeinert. Die nicht in Körner zerfallenen Chlorophyllmassen der Algen bilden ebenfalls Amylumkerne in ihrer Substanz.

Die auf vollständiger Unkenntniss der fraglichen Thatsachen beruhende Theorie Mulder's, wonach sich die Chlorophyllkörner aus den Stärkekörnern durch einen Desoxydationsprocess entwickeln sollten, hat schon H. v. Mohl dadurch entkräftet, dass er zeigte, wie in einigen Fällen (Conferva glomerata) das Chlorophyll vor der darin entstandenen Stärke sich bildet, wie in anderen Fällen überhaupt keine Stärke in den chlorophyllhaltigen Zellen, weder vor noch nach der Ausbildung der grünen Körner zu finden ist (Epidermis von Stratiotes aloides, junge Blätter von Selaginella); Mohl kam zu dem, allerdings auch nicht richtigen Resultat, das Amylum stehe in keiner ursächlichen und nothwendigen Verbindung mit dem Chlorophyll (Veget. Zelle 205). — Nägeli und Cramer (a. a. O.) beschrieben sodann die nachträglich eintretende Bildung von Stärkekörnern innerhalb der Chlorophyllkörner und deren Wachsthum, welches endlich soweit gehen kann, dass die ganze Chlorophyllsubstanz durch Stärke wie bei einer Pseudomorphosenbildung verdrängt wird[4]). Auch A. Gris, wie oben er-

1) Unters. über die anat. Verhältnisse des Chlorophylls in: Vermischte Schriften botan. Inhalts 1845 und Bot. Zeit. 1855.

2) Nägeli, Pflanzenphysiol. Untersuchungen II. Stärkekörner p. 398.

3) Böhm, Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wiss. Wien 1857. Beiträge u. s. w.

4) Fig. 40 zeigt rechts neben *E* drei einzelne Chlorophyllkörner von Nicotiana rustica mit je 1, 2, 3 kleinen Stärkeeinschlüssen, in der Zelle *E* derselben Pflanze (im October) sind statt der wandständigen Chlorophyllkörner nur noch die Stärkeeinschlüsse derselben vorhanden, sie haben noch deren Lage und sind mit einem äusserst dünnen Ueberzug von Chlorophyllsubstanz bekleidet.

wähnt, sah im Allgemeinen die Stärke als secundäre Bildung im schon ausgebildeten Chlorophyll auftreten. — Ich glaube der Erste zu sein, der den wahren Sachverhalt erkannte und die Stärkebildung im Chlorophyll als eine Function des letzteren, welche von der Beleuchtung abhängt, nachwies[1]. In meiner Arbeit »über die Stoffe, welche das Material zum Wachsthum der Zellhäute liefern«[2] kam ich durch Betrachtung des Verhaltens der Stärke bei der Entwickelung der Pflanzen überhaupt zu dem Schluss, dass die Chlorophyllsubstanz die Stärke aus ihren entfernteren Bestandtheilen erzeuge und dass sie von dort aus allen übrigen Organen zufliesst. Die Beweisführung an normal vegetirenden Pflanzen, die ich dort gab, konnte nur auf Umwegen geschehen, und entbehrte der zwingenden Kraft, die nur dem experimentellen Nachweis eigen zu sein pflegt. Diesen letzteren lieferte ich 1862 dadurch[3], dass ich zeigte, wie die im Finstern keimenden Pflanzen zunächst auf Kosten ihrer Reservestoffe so lange fortwachsen, bis alle ursprünglich im Samen vorhandene oder während der Keimung gebildete Stärke vollkommen aus allen Organen und Geweben (mit Ausnahme der Spaltöffnungen) verschwunden ist; dass sich in den etiolirten Blättern gelbe Chlorophyllkörner bilden, die keine Spur von Stärke einschliessen; wenn man solche stärkefreie Pflanzen dem Licht hinreichend lange (je nach der Temperatur) aussetzt, so werden die etiolirten Chlorophyllkörner zunächst grün, aber sie sind anfangs noch frei von Stärke, erst nach dem völligen Ergrünen derselben beginnt die Stärkebildung in ihnen, während alle übrigen Organe zunächst noch frei von Stärke sind. Die Masse der letzteren nimmt immerfort zu, und zugleich erscheint nun auch in den Blattstielen, Stammtheilen u. s. w. Stärke, die sich auch in die jungen Knospentheile hineinzieht und deren weiteres Wachsthum, welches bis dahin sistirt war, einleitet. Werden dagegen etiolirte stärkefreie Pflanzen in einen zwar nicht finstern aber doch zu schwach erleuchteten Raum gestellt, oder lässt man die Keimung sogleich in einem solchen stattfinden (z. B. an der Hinterwand eines Zimmers), so ergrünen die Blätter wohl, aber die grünen Chlorophyllkörner bilden keine Stärke. Diese Versuche wurden mit Cucurbita Pepo, Helianthus annuus, Zea Mais, Phaseolus vulgaris, und 1864 mit den Knollentrieben von Dahlia variabilis und Helianthus tuberosus ausgeführt. Diese Thatsachen lassen sich dahin ausdrücken: Pflanzen, welche ihren Vorrath von Stärke oder stärkebildenden Stoffen durch Wachsthum im Finstern vollkommen erschöpft haben, sind im Stande, in ihrem Chlorophyll neue Stärke zu erzeugen, wenn ihre Chlorophyllkörner am Licht ergrünt sind, und wenn sie hinreichend lange von hinreichend intensivem Licht (bei genügender Temperatur) getroffen werden; die Bedingung der Stärkebildung im Chlorophyll ist also, dass dieses grün sei und dass es in diesem Zustand von intensivem Licht getroffen werde; die Bedingungen der Stärkebildung sind also dieselben, wie die der Sauerstoffabscheidung, d. h. dieselben, welche bei der Bildung organischer Substanz auf Kosten von

1) Dabei ist natürlich von dem ganz irrelevanten Fall abgesehen, dass zuweilen, wie in der ergrünenden Kartoffelknolle, sich falsche Chlorophyllkörner durch Umlagerung grünen Protoplasmas um Stärkekörner bilden.

2) Jahrbücher f. wissensch. Botanik. 1862. III.

3) Sachs, Ueber den Einfluss des Lichts auf die Bildung des Amylums in den Chlorophyllkörnern. Bot. Zeitg. 1862. Nr. 44.

Kohlensäure und Wasser einwirken müssen, und es geht daraus wenigstens die Wahrscheinlichkeit hervor, dass die Stärke im Chlorophyll eines der ersten Assimilationsproducte sei.

Meine weiteren Untersuchungen[1]) führten 1864 zu dem ferneren Resultat, dass zunächst, wie schon Gris zum Theil gefunden hatte, die im Chlorophyll am Licht vorhandene Stärke aus jenem binnen kurzer Zeit (2—3 Tagen bei hoher Sommertemperatur) verschwindet, aufgelöst und fortgeführt wird, wenn die grünen Blätter dem Licht entzogen werden; wichtiger aber war das Ergebniss, dass dieselben Chlorophyllkörner, welche ihre Stärke im Finstern verloren haben, im Stande sind, binnen einigen Tagen unter dem Einfluss des Lichts nochmals Stärkekörner in sich zu erzeugen, vorausgesetzt, dass das Chlorophyll unmittelbar nach dem Verschwinden seiner Stärke wieder an's Licht gebracht wird, da es bei zu lange andauernder Finsterniss eine tiefgreifende Zerstörung erfährt. Die Versuche wurden mit vollbelaubten Pflanzen von Begonia, Nicotiana Tabacum, Tropaeolum majus, Geranium peltatum ausgeführt.

Zur Durchführung derartiger Untersuchungen bedarf es zunächst einer zuverlässigen Methode der Nachweisung auch der kleinsten Quantitäten der Stärke im Chlorophyll, die mit Iodlösungen allein nur höchst unsicher gelingt. Die Blätter werden in starken Alkohol gelegt und dem Sonnenlicht so lange ausgesetzt, bis sie völlig entfärbt sind; dann nimmt man feine Schnitte, die mit Kalilösung bedeckt 1—2 Tage liegen bleiben, oder auch in dieser liegend einigemal gelinde (nicht bis zum Kochen) erwärmt werden; sodann wäscht man mit vielem Wasser (nicht unter Deckglas) dieselben aus, setzt einen Ueberschuss von Essigsäure zu, den man einige Minuten wirken lässt, und endlich nachdem auch diese entfernt ist, wird ein Tropfen hellbrauner Iodlösung in Glycerin auf die Präparate gebracht. Dies Verfahren beseitigt die eigentliche Chlorophyllsubstanz völlig, während die in derselben eingeschlossen gewesene Stärke noch in ihrer früheren Lagerung und in Gestalt (gelockerter) hellblauer Körner zu erkennen ist. Die Methode giebt zweifelfreie Resultate, doch erfordert sie Uebung; sie wurde in unvollkommenerer Form schon von Böhm angewandt. — Die Versuche wurden in folgender Weise ausgeführt[2]): eine grössere Zahl von gleichartigen Samen wurde in mit Gartenerde gefüllte Blumentöpfe gesteckt und diese in einen geräumigen Schrank gestellt. Hier blieben die Keimpflanzen so lange, bis sämmtliche Reservestoffe der Cotyledonen oder des Endosperms aufgesogen waren, und bis sie demzufolge aufhörten neue Blätter im Finstern zu bilden. Diese etiolirten und fertig gekeimten Pflanzen wurden nun in 3—4 Gruppen zur Untersuchung benutzt; die eine Abtheilung liess ich im Finstern, wo sie noch einige Zeit unverändert sich erhielten, um dann einzugehen, eine andere Abtheilung wurde in diesem Zustand zur Extraction in starken Alkohol gelegt, um auf ihren Stärkegehalt untersucht zu werden; eine dritte Abtheilung endlich wurde an ein Fenster gestellt, um dort zu ergrünen, von diesen wurden einige nach den ersten Tagen, wenn sie eben grün geworden, andere erst nach längerer Zeit untersucht, nachdem sie angefangen, sich weiter zu entwickeln, neue Blätter zu bilden; auch sie wurden in Alkohol am Licht extrahirt. Von allen Theilen, Blättern, Wurzeln, Stengeln, Knospen der etiolirten, ergrünten und weiter gewachsenen Pflanzen wurden sodann feine Längs- und Querschnitte untersucht, theils frisch, theils an den Alkoholexemplaren nach der oben genannten Methode.

Bei Cucurbita Pepo wird das fette Oel der Cotyledonen zum grössten Theil in Stärke und Zucker verwandelt, und beides für das Wachsthum der Zellhäute verbraucht; die völlige

---

1) Sachs, Ueber die Auflösung und Wiederbildung des Amylums in den Chlorophyllkörnern bei wechselnder Beleuchtung. Bot. Zeitg. 1864. Nr. 38.

2) Bot. Zeitg. 1862. p. 368.



Erschöpfung dieses Materials tritt im Finstern ein, wenn die gelben Cotyledonen 2—3 Cm. lang geworden sind und das erste Laubblatt sichtbar wird. Um diese Zeit hört die weitere Entwickelung auf, weil es an Bildungsstoffen fehlt, denn die mikroskopische Untersuchung zeigt weder in den älteren noch jüngeren Organen Stärke, nur in den die Gefässbündel begleitenden »stärkeführenden Parenchymschichten« finden sich noch geringe Spuren davon. Nachdem Pflanzen dieses Entwickelungszustandes an das Licht gestellt wurden, und dort bei 15° R. 6 Tage verweilt hatten, wobei sie völlig ergrünt waren, zeigten sie noch keine Spur von Stärke im Chlorophyll, dessen Körner vollständig ausgebildet waren; nur in den oben genannten Zellschichten fand sich Stärke noch spurweise vor, die eher vermindert als vermehrt schien. Die dritte Abtheilung der früher etiolirten Pflanzen blieb 10 Tage am Licht, bei immer trübem Wetter (Ostfenster); die ergrünten Cotyledonen waren nun stark gewachsen, auch begann ein zweites Laubblatt sich zu zeigen, nachdem das erste sich vergrössert hatte. Jetzt fand sich Stärke in namhafter Menge im Chlorophyll der Cotyledonen und des ersten Laubblattes, sie war von hier aus auch schon in die epicotylen Internodien eingedrungen, und liess sich bis in die jungen Knospentheile verfolgen; im hypocotylen Glied und in der Wurzel fand sich keine.

Bei **Helianthus annuus** ist das fette Oel des Cotyledonenparenchyms und die während der Keimung gebildete Stärke aufgebraucht, wenn bei den vergeilten Pflanzen das Wachsthum aufhört; alsdann sind die gelben Cotyledonen ausgebreitet und die ersten Laubblättchen 4—5 Millim. lang; das hypocotyle Glied etwa 8—10 Cm. hoch. Fett findet sich mikroskopisch wahrnehmbar in keinem Theil der soweit entwickelten Pflanze; Stärke nur in äusserst geringer Menge in der »Stärkeschicht« des Mittelnerven der Cotyledonen, während die gelben Chlorophyllkörner keine Spur davon enthalten. — Die so entwickelten Pflanzen an das Fenster gestellt, und nach 6 Tagen untersucht, zeigten keine andere Veränderung, als dass die Chlorophyllkörner grün geworden waren, sie enthielten aber noch keine Stärke. — Nach 16tägiger Beleuchtung waren die zwei ersten Laubblätter auf 6 Cm. Länge herangewachsen und ein zweites Paar hatte sich gebildet. Jetzt fand sich Stärke im Chlorophyll der Cotyledonen und Laubblätter, ferner ziemlich grosskörnige Stärke in der Umgebung der Gefässbündel der Blattstiele und der epicotylen Internodien bis hinauf in das jüngste Parenchym der Terminalknospe. — Nach 21tägiger Beleuchtung und Entfaltung eines dritten Blattpaares fand sich Stärke in allen Chlorophyllkörnern in grosser Menge, ebenso in den stärkeführenden Parenchymschichten der Blattstiele, in den Internodien bis hinauf in die jüngsten Theile der Knospe; hier hatte sich die Stärke nun auch schon nach unten hin verbreitet; der Gefässbündelkreis des hypocotylen Gliedes war von einer stärkeführenden Zellschicht umgeben, die sich bis in die Wurzel hinab fortsetzte.

Die im Finstern fertig gekeimten Pflanzen von **Zea Mais** besitzen, wenn sie aus Erschöpfung aufhören zu wachsen, drei vollständig entfaltete gelbe Laubblätter bis zu 24 Cm. Länge. Während in den früheren Entwickelungsstadien die wachsenden Organe reichlich Stärke enthalten, ist diese nun vollständig verschwunden[1]. — Etiolirte Pflanzen dieses Entwickelungszustandes an das Fenster gestellt und nach 5tägiger Beleuchtung untersucht, zeigten die Chlorophyllkörner nicht nur grün, sondern auch deutlich vergrössert; sie hatten nun auch schon eine kleine Quantität Amylum gebildet, jedoch nur in den Zellen, welche die Gefässbündel der Lamina unmittelbar umhüllen; in den anderen Theilen der Pflanzen fand sich noch keine Stärke. Eine dieser Pflanzen, welche 14 Tage lang am Licht gestanden hatte, zeigte zwei neue (also fünf) Blätter und eine deutliche Vermehrung der Wurzeln. Hier war die Stärke nicht nur in den Chlorophyllkörnern selbst sehr reichlich vermehrt, sondern auch in die Blattscheiden und Internodien hatte sie sich schon verbreitet und zumal in den jungen Blättern und dem jungen Stammparenchym der Knospe war sie

1) Mit Ausnahme der Schliesszellen der Spaltöffnungen und der Wurzelhaube, die ihre Stärke, wo sie deren einmal enthalten, niemals verlieren, nicht blos beim Mais, sondern auch bei allen anderen von mir untersuchten Pflanzen.



massenhaft angesammelt. Noch reicher an Amylum war eine seit 6 Wochen dem Licht ausgesetzte Pflanze.

Bei Phaseolus vulgaris findet man an Pflanzen, die im Finstern ihre Cotyledonen entleert abgeworfen haben und nicht mehr weiter wachsen, in allen Theilen ihres Gewebes keine Stärke mehr. Nach achttägiger Beleuchtung derselben hatten sich die bereits ergrünten primordialen Laubblätter vergrössert, und auch das erste gedreite Blatt fing zu wachsen an; in sämmtlichen Chlorophyllkörnern fand sich nun aber auch schon reichlich Stärke, die sich durch die Blattstiele bis zur Knospe hinauf verfolgen liess; in das hypocotyle Glied und die Wurzel war sie noch nicht eingedrungen, was erst bei längerer Vegetation am Licht geschieht. — Durch Versuche ähnlicher Art lässt sich zeigen, dass bei einer zu geringen Lichtintensität, wie sie an der Hinterwand eines Wohnzimmers herrscht, die Chlorophyllkörner zwar grün werden, aber niemals Stärke bilden, und dass dem entsprechend nach dem Verbrauch der Reservestoffe das weitere Wachsthum aufhört und die Pflanze endlich zu Grunde geht; untersucht man solche im Halbdunkel ergrünte Pflanzen, bevor sie verderben, so findet man ihr Gewebe frei von Stärke, wie bei den ganz vergeilten[1]).

Die Versuche über das Verschwinden der Stärke aus den Chlorophyllkörnern durch zeitweilige Verdunkelung[2]), und ihre abermalige Wiederbildung in diesen unter dem Einfluss intensiven Lichts wurden folgendermaassen ausgeführt[3]). An drei vollständig erwachsenen Blättern einer Begonia (wahrscheinlich einem Bastard, mit sehr dicken, glänzend glatten Blättern), wurden schwarze Papiere so angebracht, dass $^1/_3$ bis $^1/_4$ der Lamina oben und unten dicht bedeckt und verfinstert war. Nachdem die Pflanze im November an einem Nordfenster 10 Tage lang so verweilt hatte, wurde die Bedeckung an einem Blatte abgenommen; die verdunkelte Stelle von 30 Q. Cm. war heller geworden, doch noch grün; die Chlorophyllkörner zeigten an dieser Stelle in einzelnen Zellen noch einige Stärke, meist war sie aber verschwunden und die Chlorophyllkörner selbst um das Volumen der verschwundenen Stärke verkleinert (Temperatur während der Versuchszeit 15—20° C.); nach 15 Tagen wurde die verdunkelte Stelle des zweiten Blattes untersucht; sie war schmutzig grün und viel heller als die beleuchtete, die Chlorophyllkörner sahen aber noch schön grün aus, scharf begrenzt und meist ohne Stärke. Bei dem dritten nicht hinreichend verdunkelten Blatt war die Stärke nach 25 Tagen noch nicht ganz, doch meist verschwunden. Dieser Versuch hatte gezeigt, dass die Stärke aus den Chlorophyllkörnern verschwinden kann, ohne dass jene selbst zerstört werden, und ich schloss daraus, dass sie im Stande sein würden, noch einmal Stärke in sich zu erzeugen. Der erste im Winter 1863—1864 angestellte Versuch bestätigte dies, obgleich bei der niederen Temperatur (10—15° C.) das Verschwinden und die Wiederbildung sehr lange Zeit erforderten. Eine der zu den vorigen Versuchen benutzten Begonien wurde am 15. November in einen dunkelen Raum gestellt, wo binnen 9 Wochen die beiden ältesten Blätter verdarben, die anderen aber schön grün und frisch blieben. Von dem untersten und folgenden gesunden, völlig ausgewachsenen Blatte schnitt ich mit Schonung des Mittelnerven die Hälfte der Lamina ab und fand, dass in beiden keine Spur von Stärke mehr im Chlorophyll vorhanden war. Dieselbe Pflanze wurde nun an ein Südostfenster gestellt, wo sie 7 Wochen verweilte; die noch übrigen Hälften der vorigen Blätter wurden abgenommen und untersucht; die des älteren Blattes hatte gelitten und zeigte in seinem Chlorophyll keine Stärke; dagegen hatten sich in der Hälfte des jüngeren Blattes

1) Man hat so ein einfaches Mittel, sich grüne Chlorophyllkörner ohne Stärkeeinschlüsse zu verschaffen.

2) A. Gris (Ann. des sc. nat. 1857) hatte nur das Schwinden der Stärke und des ganzen Chlorophyllkorns im Finstern bis zur völligen Zerstörung des Letzteren beobachtet, nicht aber die Möglichkeit erkannt, dass die ihrer Stärke beraubten Chlorophyllkörner, wenn sie nur zur rechten Zeit an's Licht gebracht werden, abermals Stärke bilden können.

3) J. Sachs, Bot. Zeitg. 1864. Nr. 38.



von Neuem Stärkekörner im Chlorophyll gebildet und zwar so grosse, dass sie, was bei Begonia meist der Fall ist, in der grünen Substanz auch ohne Reagens deutlich zu sehen waren.

Einen viel günstigeren Verlauf nahmen drei Versuche im Sommer 1864, wo die hohe Temperatur und das intensivere Licht die Zerstörung und dann die Neubildung der Stärke sehr beschleunigten. Am 27. Juli wurde eine Nicotiana Tabacum mit 10 Blättern, ein Tropaeolum majus mit 18 Blättern, und ein Geranium peltatum mit 20 Blättern (alle drei in Töpfen vor dem Fenster erwachsen) zum Versuch verwendet. Von jeder Pflanze wurde vorher am 1., 3., 5., 7., 9. u. s. w. Blatte je ⅓ bis ½ der Lamina abgeschnitten und in Alkohol gelegt. Darauf wurden die Pflanzen selbst in einen Wandschrank gestellt, der eine tiefe Finsterniss darbot. — Am 23. Juli nach 48 Stunden wurde von jeder Pflanze am 1., 3., 5. u. s. w. Blatte wieder ⅓ bis ½ der Lamina abgeschnitten und in Alkohol gelegt; die Pflanzen selbst blieben noch im Finstern. Am 26. Juli, also nach 5 Tagen, wurde von jedem 2., 4., 6., 8. Blatte je ⅓ bis ½ der Lamina abgenommen und in Alkohol gebracht. Darauf wurden die Pflanzen wieder an das Ostfenster, wo sie ursprünglich gewachsen waren, gebracht, und am 31. Juli, also nach fünftägiger Beleuchtung, schnitt ich abermals von jedem 2., 4., 6. u. s. w. Blatte Stücke ab, und legte sie in Alkohol. Die Temperatur im Finstern hatte zwischen 20—28° C geschwankt, als die Pflanzen dann wieder am Licht standen, war die Lufttemperatur 19—26,5° C. — Die im Alkohol entfärbten Blattstücke wurden genau in gleicher Art untersucht und ergaben folgendes Resultat: Am 21. Juli enthielten die Chlorophyllkörner der bis dahin beleuchteten Pflanzen überall reichlich Stärke. Nach 48stündiger Verfinsterung zeigten die Chlorophyllkörner derselben Blätter von Nicotiana und Tropaeolum keine Spur von Stärke mehr, die Chlorophyllkörner selbst waren meist noch wohl erhalten, nur stellenweise fingen sie an, ein etwas verändertes Aussehen anzunehmen. Bei Geranium peltatum war die Stärke aus den Chlorophyllkörnern ebenso fast überall verschwunden, nur an einzelnen Stellen der Blätter fanden sich noch Ueberreste davon; die Chlorophyllkörner selbst waren hier noch schön erhalten, länglich rund, scharf conturirt. — Nach fünftägigem Verweilen im Finstern war bei allen drei Arten die Stärke der Chlorophyllkörner vollkommen verschwunden, bei Nicotiana und Tropaeolum war die grüne Substanz selbst schon der Form nach alterirt, feinkörnig, nicht mehr scharf begrenzt; die von Geranium hatten dagegen auch jetzt noch ihre Form bewahrt[1]).

Die nach fünftägiger Beleuchtung abgeschnittenen Blätter hatten abermals in allen Chlorophyllkörnern Amylumeinschlüsse gebildet, die bei Geranium und Nicotiana in jedem aus mehreren Stärkekörnern bestanden; die letzteren waren so gross, dass sie durch Iodlösung ohne weitere Vorbereitung schön gebläut wurden. Die Chlorophyllkörner selbst waren, entsprechend dem Volumen ihrer Einschlüsse, gewachsen und hatten ihr normales Aussehen bei Nicotiana und Tropaeolum wieder angenommen, sie waren dichtgedrängt und polygonal gedrückt.

§ 89. Nicht alle Pflanzen haben in ihren Chlorophyllkörnern Stärke. Zuweilen scheint sie durch fettes Oel ersetzt zu werden, wofür indessen nur eine einzige Angabe vorliegt. Nägeli[2]) fand in den Parenchymzellen des Markes von Rhipsalis funalis Oel neben Stärke in den Chlorophyllkörnern; unter der Epidermis des Stengels von Cereus variabilis befinden sich nach ihm mehrere Zellschichten mit wandständigen Chlorophyllkörnern; dieselben sind vorzüglich um den Zellkern angehäuft, und enthalten jeder im Inneren meist eine grössere Zahl von glänzenden Kügelchen. Man zählt deren 4 bis 20. Durch absoluten Alkohol werden die Chlorophyllkörner entfärbt und die glänzenden Kügelchen in ihrem Inneren verschwinden vollständig.

1) Die Schliesszellen der Spaltöffnungen hatten auch hier ihre Stärke nicht verloren

2) »Stärkekörner« p. 400 und 401.



Statt der verschwundenen Oeltröpfchen sieht man eine gleiche Zahl von kleinen, röthlich erscheinenden Höhlungen. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass hier das Fett aus vorher gebildeter Stärke entstanden, und an deren Stelle liegen geblieben ist; zunächst spricht für diese Vermuthung das auch sonst in der Pflanze häufige Stattfinden dieser Metamorphose, und sodann eine analoge Erscheinung bei manchen Algen: nach De Bary werden die im Chlorophyll der Spirogyren und Zygnemen entstandenen Stärkekörner nach der Copulation der betreffenden Zellen, wenn die Zygospore in den Reifezustand übergeht, in dem Maasse aufgelöst, in welchem dafür Fetttropfen auftreten; dabei können die Amylumkörner (Spirogyra) entweder ganz, oder auch nur theilweise verschwinden[1]).

Zuweilen, doch selten wie es scheint, treten im Chlorophyll gar keine körnigen Einschlüsse auf, die grüne Substanz bleibt homogen. So soll es nach Böhm bei Lilium Martagon und Asphodelus luteus sein[2]); mit Gewissheit kann ich es von den Chlorophyllkörnern von Allium Cepa aussagen, wo nur die in der »stärkeführenden Schicht« im Umkreis der Gefässbündel liegenden Stärke führen); dafür enthalten bei dieser Pflanze aber alle grünen Organe so grosse Quantitäten von Glycose, wie ich sie bei keinem anderen grünen Theil gefunden habe; es ist daher, gestützt auf die Bedeutung beider Kohlehydrate für den Haushalt der Pflanze (siehe unten), die Annahme gerechtfertigt, dass in diesem Falle die Glycose als Stellvertreter des Amylums durch die Thätigkeit des Chlorophylls erzeugt wird; bei ihrer Löslichkeit ist es alsdann selbstverständlich, dass sie nicht, wie die Stärke im Chlorophyllkorn, liegen bleibt, sondern sich in den Zellsäften verbreitet.

Bei der unendlich überwiegenden Mehrheit der Fälle, wo Stärke im Chlorophyll gebildet wird, ist man zu der Annahme berechtigt, dass die Stärkebildung die normale und gewöhnliche Function des Chlorophylls, und dass sie als solche als eine Erscheinung von fundamentaler Bedeutung für den Assimilationsprocess zu betrachten ist.

§ 90. **Vorgang der Stärkebildung im Chlorophyll.** Halten wir uns zunächst an die räumlichen, mikroskopisch wahrnehmbaren Vorgänge, so ist der gewöhnliche Modus der Entstehung der, dass in der anfangs ganz homogenen grünen Substanz zuerst äusserst kleine Stärkekörnchen sichtbar werden, die meist zu 2 bis 3 oder vielen in der Chlorophyllmasse des Korns zerstreut sind. Sie vergrössern sich und indem sie einander begegnen, legen sie sich mit ebenen Flächen zusammen (Fig. 40 *E*), während ihre freien Seiten gerundet bleiben, und sich mehr oder minder nach der Form des Chlorophyllkorns selbst richten; zuweilen scheinen sie jedoch bei sehr excentrischer Lage aus diesem herauszuwachsen[3]). — Der Vorgang macht, soweit die nicht zahlreichen Beobachtungen hinreichen, den Eindruck, als ob zwischen den Molecülen der gesammten grünen Substanz eines Chlorophyllkorns neue Molecüle gebildet würden, die in jener so zu sagen diffundirt sind, und sich nun nachträglich an bestimmten Puncten an-

1) De Bary, Untersuchungen über die Familie der Conjugaten. Leipzig 1858. 5 u. 12.

2) So verstehe ich die unklar ausgedrückte Stelle: Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wiss. XXII. 1857. p. 500.

3) Ueber die abweichende Stärkebildung im Chlorophyll der Zygnemaceen und Desmidiaceen s. Nägeli, »Stärkekörner.« 402.



sammeln, wo sie als äusserst feine Körnchen sichtbar werden. Indem die Chlorophyllsubstanz fortfährt, zwischen ihren Molecülen stärkebildende Theilchen zu erzeugen, bewegen sich diese letzteren jenen Sammlungspuncten zu, dringen in die schon vorhandene Stärkeansammlung ein, und bewirken deren Wachsthum. Die Annahme, dass zwischen den Molecülen des ganzen Chlorophyllkorns überall eine Substanz erzeugt werde, welche durch ihre Ansammlung um einige oder mehrere Puncte Stärkekörnchen bildet, setzt nicht voraus, dass die betreffenden Molecüle bei ihrer Entstehung sogleich selbst Stärke sind, es ist möglich, dass sie erst, wenn sie sich um jene Sammelpuncte consolidiren, in Stärke sich umwandeln. Dass diese stärkebildenden Molecüle nicht allein an den Puncten, wo sie als Ansammlung zum Vorschein kommen, sondern überall zwischen den Molecülen der ganzen grünen Substanz eines Chlorophyllkorns sich bilden, lässt sich zwar nicht direct beweisen, erscheint aber naturgemäss, da man sonst nicht einsehen würde, warum in der homogenen grünen Substanz eben nur einzelne Puncte den chemischen Process der Stärkebildung unterhalten sollten.

Die Stärkebildung in den Chlorophyllkörnern hängt, wie ich oben zeigte, davon ab, dass diese vorher ergrünt sind, und dass sie im grünen Zustand von intensivem Licht getroffen werden; der Vorgang der Stärkebildung im Chlorophyll hängt also von denselben Bedingungen ab, wie die Sauerstoffabscheidung, durch welche die Neubildung von organischen Stoffen aus Kohlensäure und Wasser bezeichnet wird. Das grüne Chlorophyllkorn ist das Organ, welches den Uebergang unorganischer sauerstoffreicher Stoffe (der Kohlensäure und des Wassers) in sauerstoffarme und kohlenstoffreiche Verbindungen vermittelt; und eine dieser Verbindungen, die Stärke, sehen wir in der Substanz des Chlorophylls selbst entstehen. Dies legt die Annahme nahe, dass die Stärke im Chlorophyll eines der ersten Assimilationsproducte sei, dass ihre Entstehung eine genetische Beziehung zur Abscheidung des Sauerstoffs habe[1]). — Dass die Stärke im Chlorophyll einem ganz anderen Vorgang ihre Entstehung verdankt, als die Stärke in den Samen, den Keimen fetthaltiger Samen, Knollen u. s. w. geht schon daraus hervor, dass sie in letzteren auch dann sich bildet, wenn das Gewebe in tiefer Finsterniss sich befindet, während dagegen die im Chlorophyll schon vorhandene Stärke im Finstern sich auflöst, verschwindet. — Die erste Stärke, welche in einer vorher stärkeleeren, etiolirten Pflanze am Licht auftritt, entsteht in den Chlorophyllkörnern, erst später findet sie sich in den Blattstielen, Internodien, Knospen u. s. w. Es macht dies den Eindruck, dass die Stärke in den Chlorophyllkörnern durch den Assimilationsprocess ursprünglich erzeugt wird, und von hier aus den übrigen Organen zufliesst. — Während der ganzen Vegetationszeit chlorophyllhaltiger Pflanzen führen gewisse Parenchymschichten von den dünnsten Blattnerven ausgehend, den Blattstiel durchsetzend, im Stamm bis zu den Knospen hin beständig Stärke, eine Erscheinung, die sich am besten dahin deuten lässt, dass die Stärke in den Chlorophyllkörnern durch Assimilation entsteht, und durch jene Zellschichten den Verbrauchsorten zugeführt wird[2]).

Wenn ich nach dem Allen die Stärke im Chlorophyll als eines der ersten Assimilationsproducte betrachte, so soll damit nicht gesagt sein, dass innerhalb

1) J. Sachs, Bot. Zeitg. 1862. p. 371.
2) Jahrbücher f. wiss. Bot. III. 183



der Chlorophyllsubstanz Kohlensäure und Wasser unter Abscheidung von Sauerstoff sofort zu Stärkemolecülen sich vereinigen, es braucht nicht einmal sogleich irgend ein Kohlehydrat zu entstehen, es ist möglich und wahrscheinlich, dass der von Sauerstoffabscheidung begleitete Process ein sehr verwickelter ist, aus welchem erst durch zahlreiche chemische Metamorphosen die Bildung der Stärke resultirt. Es wäre sogar nicht unmöglich, dass gewisse nähere Bestandtheile des grünen Plasmas selbst sich an dem Vorgang betheiligen, dass z. B. während des Actes der Sauerstoffabscheidung nicht blos die Atome des Wassers und des Radicals der Kohlensäure zusammenwirken, sondern, dass dabei Spaltungen und Substitutionen in den Molecülen des grünen Plasmas stattfänden [1]). Diese Möglichkeit erhält einige Wahrscheinlichkeit durch die Wahrnehmung, dass in vielen (nicht allen) Fällen die Chlorophyllsubstanz, während die Stärkekörner in derselben wachsen, nach und nach immer mehr an Masse abnimmt, endlich ganz schwindet, so dass an Stelle des früheren Chlorophyllkorns nun ein Stärkekorn liegt, ein Vorgang, der offenbar an gewisse Vorgänge der Pseudomorphosenbildung im Mineralreich erinnert, und allenfalls dahin gedeutet werden könnte, dass während der Sauerstoffabscheidung das Radical der Kohlensäure und die Elemente des Wassers mit den näheren Bestandtheilen der Chlorophyllsubstanz derart in Wechselwirkung treten, dass ein Theil der Elemente der letzteren mit verwendet wird zur Bildung von Stärke, während ein (stickstoffhaltiges) Nebenproduct sich abscheidet. So lange wir indessen die optisch wahrnehmbaren Vorgänge nicht genauer kennen als jetzt, so lange man die chemischen Eigenschaften des grünen Farbstoffs, der Grundmasse des Chlorophylls und ihre genetischen Beziehungen zu den Kohlehydraten nicht näher kennt, müssen auch alle Vorstellungen über jene Vorgänge haltlos bleiben.

Die in den Chlorophyllkörnern in einem gegebenen Moment vorfindliche Quantität von Stärke ist nur ein Theil, vielleicht ein sehr kleiner Theil von der Stärkemenge, welche die Chlorophyllkörner bis zu jenem Moment wirklich erzeugt haben; sie ist die Differenz zwischen der erzeugten Quantität und dem aus den Chlorophyllkörnern unterdessen wieder abgeflossenen, entfernten Theil. Die mit Stärkeeinschlüssen versehenen Chlorophyllkörner verlieren die ersteren wieder, wenn sie verdunkelt werden; die Stärke im Chlorophyll ist nicht stabil, sie wird offenbar, wenigstens so lange das Chlorophyll nicht hinreichend intensiv beleuchtet ist, beständig aufgelöst und fortgeführt. Wenn am Tage unter dem Einfluss des Lichts Stärke im Chlorophyll entstanden ist, so wird ein Theil desselben Nachts aufgelöst und aus dem Chlorophyllkorn entfernt, der noch übrige Rest vergrössert sich am folgenden Tage bei Sonnenschein, und so geht es fort; das Stärkekorn innerhalb jedes Chlorophyllkorns wächst, weil die nächtliche Auflösung und Fortführung minder ausgiebig ist, als die Neubildung am Tage. Ist bei schwacher Beleuchtung die Stärkebildung am Tage gering, so wird das Product möglicherweise Nachts ganz aufgelöst und fortgeführt, und es kommt so

1) Nach Berthelot entsteht Ameisensäure, das einfachste Glied der Fettsäurenreihe aus Kohlenoxyd und Wasser (Lehrb. d. organ. Chemie v. Kékulé. 1861. p. 365); die genetischen Beziehungen der Fettkörper zu den Kohlehydraten sind bekannt; aber aus dem vorliegenden Material lässt sich doch nichts folgern, was uns ein einigermaassen befriedigendes Bild von dem Verlauf der Processe, die mit Sauerstoffabscheidung anfangen und mit Stärkebildung endigen, geben könnte.



zu keiner Ablagerung von Stärke in Gestalt von Körnern innerhalb des Chlorophylls, und es kann so der Schein entstehen, als ob das Letztere in gewissen Fällen keine Stärke bildete, obgleich dies wirklich, nur in zu geringem Maasse geschieht.

Die Thatsache, dass bei stärkeleeren, etiolirten Pflanzen, wenn sie am Licht ergrünt sind, die Blattnerven, Blattstiele, Internodien und Knospen erst dann Stärke enthalten, wenn vorher solche im Chlorophyll der Blätter entstanden ist, ferner die Thatsache, dass bei normal vegetirenden Pflanzen die stärkeführenden Parenchymzellen, von den feinsten Blattnerven ausgehend, sich durch alle Organe hin verbreiten, lässt sich wie schon erwähnt dahin deuten, dass die Stärke aus den Chlorophyllkörnern in die anderen Organe sich verbreitet; und man darf daher die Gesammtmasse der Stärke in einer vegetirenden Pflanze als das Product der Chlorophyllkörner betrachten, während die im Letzteren verbleibende Stärke nur der sich immer mehr anhäufende Ueberschuss ist, der nicht aus ihnen abgeführt und in die anderen Organe verbreitet wurde. Schliesslich jedoch, wenn zur Zeit der Reife monokarpischer Pflanzen oder im Herbst bei sich entlaubenden Gewächsen die Blätter vergilben, so hört die Neubildung der Stärke im Chlorophyll auf und der Abfluss derselben dauert fort, die angesammelten Stärkeüberschüsse in den Chlorophyllkörnern der Blätter verschwinden, sie wandern nun ebenfalls in die dauernden Organe über. — Die aus den Chlorophyllkörnern der Blätter in die anderen Organe übergeführte Stärke kann aber ihrerseits in verschiedener Weise verschwinden; sie wird zu Wachsthumsvorgängen benutzt (als Bildungsmaterial für Zellhäute), sie kann sich in Inulin, in Zucker, in Fett umwandeln; um die stärkeerzeugende Thätigkeit des Chlorophylls für die Pflanze zu messen, müsste man daher alle diese Substanzen mit in Anschlag bringen.

Die oben geltend gemachte Anschauungsweise, wonach die Stärkekörner im Chlorophyll durch Ansammlung von Molecülen entstehen, die zwischen denen des Chlorophylls zerstreut sich bilden, erklärt es einigermaassen, warum in manchen Fällen die Stärkeeinschlüsse nicht scharf begrenzt sind, sondern in die umgebende Chlorophyllmasse sich unbestimmt verlieren, wie schon Nägeli (»Stärkekörner« 398) von denen der Charen angiebt und A. Braun eingehender bei Hydrodictyon (Verjüngung 210) beschreibt. Bei manchen Chlorophyllkörnern von Phanerogamen, die bestimmt Stärke enthalten, ist es nicht möglich, dieselbe in Form von Körnern innerhalb jener liegen zu sehen, was bei dem grossen Lichtbrechungsunterschied beider Substanzen sehr auffällt; so ist es auch in den Blättern von Helianthus tuberosus, wo der Zusatz von Iodlösungen sowohl das frische, als das mit Alkohol entfärbte Chlorophyllkorn homogen braungelb färbt, obgleich eine sehr sorgfältige Anwendung der oben beschriebenen Methode auch hier Stärke anzeigt. Dies Verhalten machte mir immer den Eindruck, als ob in diesem Falle die Stärkemolecüle zwischen denen des Chlorophyllkorns verbreitet wären, ohne sich zu einem Stärkekorn zu sammeln.

§ 91. Die Degradation des Chlorophylls. Bei gewissen Entwickelungszuständen der Zellen und unter dem Einfluss solcher Bedingungen, welche die assimilirende Thätigkeit des Chlorophylls unmöglich machen, erfährt dasselbe mehr oder minder tiefgreifende Veränderungen, welche nicht nur die Form, sondern auch die Substanz selbst betreffen, und nicht selten zum völligen Verschwinden der letzteren, d. h. zu ihrer Auflösung und Fortführung in andere Gewebe und Organe führen. Die Veränderung kann auch innerhalb derselben

Zelle eine vorübergehende sein und das Chlorophyll von Neuem darin zum Vorschein kommen. Dabei ist es eine gewöhnliche Erscheinung, dass der grüne Farbstoff in einen gelben oder einen orangerothen übergeht. Da man nicht weiss, in wie weit bei all diesen Veränderungen eine wirkliche Zerstörung der Chlorophyllsubstanz stattfindet, oder wie weit dieselben auf einer blossen Aenderung der Molecularzustände beruhen, so scheint es mir am passendsten, sie als Degradationen zu bezeichnen.

Die anfangs grünen Sporen und Zygosporen der Algen nehmen bei dem Eintritt des Ruhezustandes gern eine rothe Färbung an, welche mit dem Wiedereintritt der Vegetation dem reinen Grün Platz macht; ob sich hier die Veränderung auf den Farbstoff allein beschränkt, oder auch die protoplasmatische Grundmasse ergreift, ist unbekannt. — Bei dem Reifen anfangs grüner, endlich orange oder roth gefärbter Perikarpien, behalten die mit Stärkeeinschlüssen versehenen Chlorophyllkörner zunächst ihre Form und ihr Volumen, während der grüne Farbstoff sich nach und nach in Gelb und Roth umwandelt, bis endlich auch die Grundmasse in feine Körnchen zerfällt, wie A. Weiss an den Beeren von Lycium barbarum, Solanum dulcamara und anderer Solanumarten beobachtete. Dieser Vorgang scheint mit dem natürlichen Absterben der ganzen Zellen bei dem Reifungsprocess, mit der Auflösung des Zellkerns und der Destruction des Protoplasmas verbunden zu sein. — Wenn bei der Samenreife monokarpischer Pflanzen, oder bei dem Uebergang zur Winterruhe ausdauernder Gewächse die Laubblätter zu assimiliren aufhören, so werden sie entleert und die brauchbaren Stoffe derselben aus dem Mesophyll in die persistirenden Organe zurückgeführt; bei diesem allgemeinen Schwinden der Zellinhalte, der Auflösung der Zellkerne und des Protoplasmas verlieren die wandständigen Chlorophyllkörner ihre normalen Umrisse, nehmen unregelmässige Formen an, ihr Stärkegehalt schwindet und ihr Farbstoff verändert sich; er wird fahl grün, nicht selten treten Oeltropfen in den Zellen auf; die Masse des Chlorophylls nimmt sichtlich ab, die deformirten Körner werden kleiner und wenn sie endlich ganz verschwunden sind, so bleibt in dem Zellsaft eine grössere Zahl kleiner Körnchen übrig, die das Licht stark brechen und intensiv gelb gefärbt sind [1]; sie fliessen nicht selten zu grösseren, ölartig weichen Tropfen zusammen, und stellen offenbar ein für den Haushalt der Pflanze nicht weiter nutzbares Residuum dar. Diese gelben Körnchen sind es, welche die herbstlich gelbe Färbung ausgesogener Blätter bedingen, und welche auch in den entleerten Zellen der im Herbste rothen Blätter zurückbleiben; in diesem Falle liegen sie in einem homogen rothen Zellsaft, dessen Farbstoff zum zerstörten Chlorophyll vielleicht dieselbe genetische Beziehung haben dürfte, wie der an die weiche Substanz gebundene bei den ruhenden Algensporen und in den rothen Perikarpien. — Ganz ähnliche Veränderungen erleiden die Zellinhalte der Laubblätter solcher Pflanzen, die man in's Finstere stellt, zumal bei hoher Vegetationstemperatur, auch hier entleeren sich die Blattzellen unter Auflösung und Fortführung des Chlorophylls, welches nur gelbe glänzende Körnchen zurücklässt; verschiedene andere die Ernährung stö-

1) Es wäre ein starker Missgriff, diese gelben Körnchen, die Ueberreste zerstörten Chlorophylls etwa mit den etiolirten gelben Chlorophyllkörnern zu verwechseln, die ursprünglich im Finstern entstehen.



rende Einflüsse, wie anhaltende Trockenheit, Mangel an Nährstoffen überhaupt, bewirken die gleichen Vorgänge auch bei heller Beleuchtung. — In allen diesen Fällen beginnt der geschilderte Process in den ältesten Laubblättern und schreitet zu immer jüngeren hin fort. Bei der Entleerung bleiben die Blattzellen saftstrotzend, scheinen aber ihr Volumen merklich zu verkleinern; die entleerten Zellenskelete werden endlich meist abgeworfen, indem sich an der Basis des Blattstiels unterdessen, wie H. v. Mohl ausführlich gezeigt hat, eine denselben durchschneidende Zellenschicht bildet, die den Stiel zum Abfallen vorbereitet[1]).

Wenn ich wie oben geschehen, die herbstliche Entleerung der Blätter und die damit verglichenen Vorgänge dahin deute, dass die Stärke sammt der protoplasmatischen Chlorophyllsubstanz aufgelöst und in die ausdauernden Theile durch die Blattstiele fortgeführt wird, so beruht dies zwar nicht auf unmittelbarer Beobachtung, kann aber aus anderen Gründen als gewiss angenommen werden. Zunächst entspricht diese Deutung der inneren Oekonomie der Pflanze, da diese ihre Assimilationsproducte gewiss nicht einfach zerstören wird, am wenigsten wäre dies von der stickstoffhaltigen Grundsubstanz des Chlorophylls zu erwarten, da man auch sonst, z. B. bei der Keimung selbst im Finstern, an der Pflanze eine grosse Sparsamkeit gerade mit diesen Stoffen wahrnimmt; während sie unter Umständen grosse Quantitäten ihrer stickstofffreien Reservestoffe durch Athmung verliert, behält sie die Gesammtmasse ihrer stickstoffhaltigen Substanz, so lange keine Fäulniss eintritt. Wollte man in der That annehmen, dass die ganze Masse des Chlorophylls der Blätter, oder auch nur ein nennenswerther Theil derselben bei der herbstlichen Entleerung völlig zerstört werde, und nicht in den Stamm zurückgehe, so müssten gasförmige Producte sich bilden, die aus den Blättern entwichen, Kohlensäure und Ammoniak würden unter diesen wohl nicht fehlen und in einem Walde, dessen Laubdach in dieser Metamorphose begriffen ist, müsste die Luft mit jenen gasförmigen Zersetzungsproducten in einer so auffallenden Weise beladen sein, dass dies längst hätte auffallen müssen. Auch zeigt die Aschenanalyse herbstlich entleerter Blätter, dass sie an Stoffen ärmer werden, die nicht durch Verflüchtigung verschwinden können, sondern gleich dem Kali und der Phosphorsäure nur auf dem Wege der Diffusion die Zellen der Blätter verlassen können, was in diesem Falle nicht anders denkbar ist, als dass sie in den Stamm diffundiren, und es ist nicht unwahrscheinlich, dass gerade das Kali und die Phosphorsäure in innigster Verbindung mit der Stärke und dem Chlorophyll die Blätter verlassen.

Ad. Weiss[2]) fand, dass bei dem Reifen der anfangs grünen Früchte der oben genannten Solaneen die im Fruchtfleisch vorhandenen mit Stärkeeinschlüssen versehenen Chlorophyllkörner ihre grüne Färbung erst in gelb, dann in orangeroth umändern, wobei Form und Grösse der Körner anfangs erhalten bleiben. Die Chlorophyllkörner derselben Zelle machen diesen Process nicht gleichzeitig durch, aber sowohl die frei im Zellraum liegenden wie die in Protoplasmabläschen eingeschlossenen unterliegen ihm in gleicher Weise. Später verändern sie ihre mehr rundliche Form in zweispitzige langgezogene Gestalten, die oft an beiden Enden mit langen haarartigen Fortsätzen versehen sind; endlich zerfallen sie, indem sich die orangerothe Substanz sammt den in ihr noch enthaltenen Stärkeeinschlüssen in

1) H. v. Mohl, Bot. Zeitg. 1860. p. 1, 9, 132, 273.

2) Weiss, Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte des Farbstoffs in den Pflanzenzellen. Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wiss. Wien XLIX. 1864.



kleine Körnchen auflöst. Doch kann in den orangerothen Solaneenfrüchten ein ähnlicher (gleicher) Farbstoff auch auf andere Art entstehen, indem er sich im Innern farbloser Protoplasmaballen, die sich durch Auftreten einer Vacuole in Bläschen umwandeln, ohne vorgängige Chlorophyllbildung unmittelbar aus dem Protoplasma (?) entwickelt. Bei Solanum capsicastrum wird der orangerothe Farbstoff durch Schwefelsäure schön violett, ebenso durch Salpetersäure, worauf er durch blaugrün gehend farblos wird; bei langsamer Einwirkung (durch verdünnte Säure?) wird er braun, gelbgrün, mattgelb, farblos; bei Solanum pseudocapsicum wird der Farbstoff durch Schwefelsäure ebenfalls bei rascher Einwirkung violett, dann grünblau, worauf unter Zerfliessen der Masse Entfärbung eintritt; Salpetersäure wirkt wie bei der vorigen Art.

Die Zerstörung und Fortführung der an der Zusammensetzung der Chlorophyllkörner theilnehmenden Substanzen kann während der herbstlichen Entleerung der Blätter einen verschiedenen Verlauf nehmen, wie ich in meiner Abhandlung: »Die Entleerung der Blätter im Herbst« (Flora 1863. p. 200 ff.) zeigte: a) die Form der Chlorophyllkörner wird zugleich mit ihrer grünen Farbe zerstört, und die Chlorophyllmasse verschwindet zugleich mit der darin enthaltenen Stärke (wie bei Aesculus und Dioscorea Batatas); b) die Form der Chlorophyllkörner wird zuerst zerstört, die Stärke verschwindet und die grüne Färbung erhält sich noch einige Zeit am formlos gewordenen Chlorophyll, wie bei Vitis vinifera; c) die Stärke verschwindet zuerst aus den Chlorophyllkörnern, während Form und grüne Farbe derselben sich noch einige Zeit erhalten (Sambucus, Populus, Robinia); d) die Form der Chlorophyllkörner wird zuerst zerstört, dann verschwindet die grüne Farbe, erst zuletzt verschwindet die entfärbte Chlorophyllsubstanz sammt der darin enthaltenen Stärke: Morus alba. Diese verschiedenen Fälle sind wohl kaum als typisch für die genannten Pflanzen zu betrachten, und möglicherweise kommen die verschiedenen Combinationen bei derselben Pflanze je nach Umständen vor. Aeusserlich kann man es den Blättern nicht immer ansehen, ob die herbstliche Entleerung schon begonnen hat; wenn die Blätter fahl werden, so hat die Zerstörung des Chlorophylls schon begonnen, und wenn sie gelb geworden sind, so ist sie jederzeit vollendet; dagegen können in noch schön grünen Blättern im September und October die Chlorophyllkörner ihrer Form nach schon zerstört sein, wie bei den unter b und c genannten Fällen. — Um die Mannichfaltigkeit der Vorgänge hervortreten zu lassen und ein klareres Bild derselben zu gewinnen, ist es nöthig, die einzelnen Beobachtungen noch näher vorzuführen; sie wurden in demselben Herbst (1862) nach derselben Methode vorgenommen. Von der betreffenden Pflanze wurden, womöglich von demselben Exemplar, gleichzeitig Blätter von verschiedenen Stadien der Rückbildung, grüne, fahle, gelbe genommen, ein Theil jeder Sorte frisch untersucht, ein anderer Theil in starken Alkohol gelegt und nach der Entfärbung (20—30 Tage später) untersucht; die Gegenwart oder das Fehlen der Stärke wurden an letzteren nach der § 88 Anm. genannten Methode geprüft. — Aesculus Hippocastanum, zeigte am 19. October in frisch grünen Blättern noch normal aussehende, an der Wand dicht gedrängte intensiv grüne Chlorophyllkörner, die noch viel Stärke enthielten; bei den fahlgrünen und gelblichen Blättern traten schon Lücken im wandständigen Chlorophyll auf, die Körner verloren ihre polygonale Form, rundeten sich ab, und traten von der Wand in's Innere der Zelle über, indem sie missfarbig wurden; einzelne Chlorophyllkörner fingen an, in viele kleine glänzende Körnchen zu zerfallen; dieselbe Zelle enthielt zuweilen neben wohlerhaltenen Chlorophyllkörnern schon gelbe fettglänzende Körnchen, und zuweilen flossen die deformirten Chlorophyllkörner in einen grossen grünen Klumpen zusammen; während dieser Veränderungen fand sich in den Körnern der Oberseite des Mesophylls noch überall Stärke, doch nur wenig, während sie in denen der Unterseite schon verschwunden war. — Ganz gelbe Blätter enthielten in den Mesophyllzellen nur noch glänzende Körnchen von intensiv gelber Farbe, ohne Ordnung im Zellsaft zerstreut; Stärke ist auf keine Art nachzuweisen (in den Schliesszellen der Spaltöffnungen bleibt sie hier wie bei den folgenden Pflanzen, wie überhaupt bei der Entleerung der Blätter übrig, sie findet sich noch in denen der natürlich abgefallenen vor). — Bei Dioscorea Batatas enthielten

völlig grüne Blätter am 19. October noch ganz normale, wandständige Chlorophyllkörner, mit grossen Stärkeeinschlüssen; fahl gelblich grüne Blätter hatten in den Zellen der Oberseite noch wohlerhaltene Chlorophyllkörner, doch waren diese kleiner geworden und nicht mehr freudig grün; auch hier war im Gewebe der Unterseite die Zerstörung schon weiter fortgeschritten, die Chlorophyllkörner waren hier zu einem grossen formlosen Klumpen zusammengeflossen; nur in einzelnen Zellen fand sich noch ein wenig Stärke; ganz gelbe Blätter enthielten statt der Chlorophyllkörner nur noch zahlreiche, ziemlich grosse, gelbe Körnchen, deren jedes aus mehreren kleineren bestand. — Vitis vinifera hatte am 19. October in vollkommen grünen Blättern nur noch stellenweise im Mesophyll wandständige Chlorophyllkörner, sonst hatten sie ihre Form verloren, sie waren in ein formloses, feinkörniges, grünes Plasma übergegangen, welches die Wand auskleidete. In manchen Zellen fanden sich grüne, ölartige Tropfen; diese Blätter wurden durch mehrwöchentliches Liegen in Alkohol nicht farblos, sondern gelb; in ihnen liess sich nirgends im Mesophyll Stärke nachweisen. Ein fahlgrünes Blatt zeigte fast dasselbe, das Chlorophyll war noch mehr destruirt und fahler gefärbt, die Oeltropfen in der Mittelschicht noch zahlreicher geworden; gelbe Blätter enthielten im Mesophyll grünlich gelbe fettglänzende Körnchen in grosser Menge. — Bei Sambucus nigra enthielten die grünen Blätter im September Stärke in den Chlorophyllkörnern, am 18. October waren die letzteren bei grünen Blättern noch vollkommen erhalten, enthielten aber in den Zellen der Unterseite keine Stärke mehr, in denen der Oberseite nur sehr wenig. Neben den Chlorophyllkörnern enthielten die Zellen grosse Oeltropfen, welche durch Schwefelsäure ergrünen; die fahlen gelbgrünen Blätter zeigten noch in vielen Zellen wandständige wohlerhaltene Chlorophyllkörner, in anderen Zellen waren diese abgerundet, vereinzelt, noch grün; in noch anderen Zellen fanden sich grüne Wolken und Klumpen einer feinkörnigen Substanz; die am weitesten fortgeschrittenen Zellen enthielten fettglänzende Körnchen, kleine und grössere, deren manche grün waren; die kugeligen Oeltropfen waren noch vorhanden; die Stärke war aus dem Chlorophyll noch nicht ganz vollständig, doch zum grössten Theil verschwunden. — Populus pyramidalis hatte am 29. September in grünen Blättern noch normale, intensiv grüne, dicht gedrängte wandständige Chlorophyllkörner, in denen sich aber nur stellenweise Stärke vorfand; an demselben Tage abgefallene saftige Blätter von rein gelber Färbung enthielten in dem Mesophyll sehr zahlreiche, unregelmässig liegende, intensiv gelbe Körnchen, zuweilen auch grosse farblose Tropfen, auch Spuren von Stärke waren noch hin und wieder vorhanden. — Robinia Pseud-Acacia enthielt im September in grünen Blättern reichlich Stärke im Chlorophyll der oberen Zellschichten; am 15. October waren die Chlorophyllkörner grüner Blätter der Form nach noch erhalten, enthielten aber nur noch stellenweise Spuren von Stärke; fahle Blätter liessen in manchen Zellen noch wohlerhaltene Chlorophyllkörner sehen, stellenweise waren sie von der Wand abgelöst, ungeordnet; in vielen Zellen fand ich nur noch vereinzelte Chlorophyllkörner neben gelben kleinen Körnchen und grösseren Ballen; die Stärke war vollkommen verschwunden; bei gelben Blättern war nichts als die bekannten Körnchen übrig. — Bei Morus alba zeigten dunkelgrüne Blätter am 18. October stellenweise noch normale wandständige Chlorophyllkörner; in anderen Zellen war der Wandbeleg lückig, einzelne Wandstellen mit grünem Plasma überzogen, in welchem glänzende Körnchen lagen; in den meisten Zellen aber fand sich ein formloses grünes Plasma durch den ganzen Raum verbreitet mit zahlreichen fettglänzenden Körnchen durchstreut. Man sah alle Zerstörungsgrade der Form des Chlorophylls, während seine Färbung noch ungeändert fortbestand; in einem ebenfalls grünen Blatt fand ich sogar in allen Zellen nur formloses grünes Plasma, welches aus der Zerstörung der Chlorophyllkörner hervorgegangen war; der Alkohol entfärbte diese Blätter nicht vollständig, sondern liess sie bräunlich und fleckig erscheinen, das formlose früher grüne Plasma erschien entfärbt und enthielt noch überall Spuren von Stärke in äusserst feinen Körnchen. Fahle Blätter und gelbgrüne zeigten dieselbe Destruction des Chlorophylls, in welchem nun auch die grüne Farbe schwand; Stärke war auch jetzt noch vorhanden, und diese war selbst in den ganz gelben Blättern, die keine Chlorophyllsubstanz



mehr sondern fettglänzende Körnchen enthielten, noch deutlich nachzuweisen; erst am 8. November war sie aus gelben Blättern völlig verschwunden.

Eine weitere Bestätigung der im § ausgesprochenen Ansicht, dass die Stärke und Chlorophyllsubstanz bei der Entleerung im Herbste nicht zerstört, sondern in den Stamm übergeführt wird, liegt in dem Umstand, dass die leitenden Gewebe während der Entleerung des Mesophylls mit den entsprechenden Stoffen auffallend erfüllt sind; die Parenchymschichten der kleinsten, kleinen und grossen Blattnerven, des Stiels bis in den Stamm sind, zumal in der Umgebung der Gefässbündel, mit Stärke um diese Zeit dicht erfüllt, die Cambiform- und Gitterzellen führen eiweissartige Substanz; erst unmittelbar vor dem Abfallen der Blätter verschwinden die genannten Stoffe auch aus den leitenden Geweben.

Das häufige Erscheinen fettartiger Tropfen in den zur Entleerung sich anschickenden Mesophyllzellen erinnert lebhaft an die Fettbildung bei den Ruhesporen der grünen Algen, wenn deren Stärke ganz oder zum Theil verschwindet; hier wie dort ist das Fett wahrscheinlich ein Umwandlungsproduct der Stärke, auch hier ist es ja wie dort ein Ruhezustand, dessen Einleitung die Zerstörung des Chlorophylls als solchen herbeiführt, nur dass hier, wo die physiologische Arbeit auf verschiedene Organe vertheilt ist, die Umwandlungsproducte nicht in den betreffenden Zellen bleiben, sondern auswandern, um in geschützten Geweben zu überwintern.

Ueber die Natur der gelben Körnchen, die nach der Auswanderung des Chlorophylls aus den Blattzellen in diesen zurückbleiben, lässt sich nur das sagen, dass sie bei der Auflösung desselben als Absonderung aus seiner Substanz auftreten, ihre chemische Beschaffenheit ist unbekannt; der gelbe Farbstoff derselben löst sich in starkem Alkohol auf, kalte Kalilauge löst sie nicht auf, in cc. Schwefelsäure werden sie farblos; doch wurden diese Reactionen nur gelegentlich gemacht und müssen weiter geprüft werden. Ganz ähnlich, wie bei der Herbstentleerung der Blätter der genannten Bäume sind nun auch die Vorgänge bei dem Vergilben der Blätter monokarpischer Pflanzen, wenn sie dem Ende ihrer normalen Vegetation entgegen gehen. Fig. 40 (§ 87) zeigt in *F* einige Zellen der Oberseite eines noch intensiv grünen Blattes von Tropaeolum majus mit polygonalen Chlorophyllkörnern, dieselben werden bei beginnender Destruction kleiner und runden sich ab, ihre Stärkeeinschlüsse verschwinden, so lange sie noch grün sind; dann, immer kleiner werdend, treten sie von der Wand weg wie bei *G* und endlich bleiben die gelben Körnchen übrig, die hier bei *H* mit grossen gelben ölartigen Tropfen gemengt sind.

Die durch Lichtmangel herbeigeführte Degradation des Chlorophylls wurde zuerst von A. Gris an Sempervivum, Sedum und Aloë studirt[1]), Pflanzen, bei denen selbst in tiefer Finsterniss und bei hoher Temperatur die Destruction nur langsam einzutreten scheint; er sah die Chlorophyllkörner beständig kleiner werden, sich verfärben und ihre Stärkeeinschlüsse schwinden, bis von ihnen nur noch eine feinkörnige Substanz übrig blieb. Ich zeigte dann[2]), dass es Pflanzen giebt, deren Chlorophyll gegen den Einfluss der Finsterniss ausnehmend resistent ist (Cactus speciosus, Selaginella, einige Farnen), die selbst durch einen Aufenthalt von mehreren Monaten im Finstern ihre einmal vorhandene grüne Färbung nicht verlieren. Bei schnell wachsenden Pflanzen dagegen genügt bei der Sommertemperatur ein 2 bis mehrtägiger Aufenthalt in einem finstern Raume, um sehr tiefgreifende Veränderungen der Chlorophyllkörner und ihr endliches Verschwinden zu bewirken. Wichtig ist die Thatsache, dass dieselben Vorgänge auch bei einer nicht unbeträchtlichen Helligkeit stattfinden, bei einer Beleuchtung wie sie gewöhnlich an der Hinterwand eines Wohnzimmers herrscht; Pflanzen, welche mit assimilirten Reservestoffen versehen, einem solchen diffusen Licht ausgesetzt werden, bieten das interessante Phänomen dar, dass während ihre neuhervorwachsenden Blätter schön grün werden, ihre bereits grünen vergilben und sich entleeren (Tropaeolum

1) A. Gris: Recherches microscopiques sur la Chlorophylle: Ann. des sc. nat. 1857. Chap. III.
2) J. Sachs: »Ueber die Auflösung und Wiederbildung des Amylums in den Chlorophyllkörnern bei wechselnder Beleuchtung« Botan. Zeitg. 1864. Nr. 38.



majus, Phaseolus, Vicia Faba u. a.): ein Licht, welches nicht intensiv genug ist, die Assimilation anzuregen, kann die Bildung des Chlorophylls, nicht aber seine dauernde Erhaltung bewerkstelligen. — Die Destruction des Chlorophylls, die um so schneller stattfindet, je höher die umgebende Temperatur ist, beginnt mit der Auflösung der Stärke in demselben[1]), wobei die Chlorophyllkörner zunächst, wie es scheint, nur um so viel, als das Volumen der verschwundenen Stärke beträgt, kleiner werden, indem sie sich zusammenziehen, denn an der Stelle des verschwundenen Stärkekorns bleibt nicht etwa eine Höhlung übrig, sondern das Chlorophyllkorn, selbst wenn der verschwundene Stärkeeinschluss sehr gross war, ist nach dessen Verlust wieder vollkommen solid. Später werden die Chlorophyllkörner selbst angegriffen, ihre vorher homogene Substanz wird feinkörnig, grislich, ihre Contur unregelmässig, die polygonalen Umrisse runden sich ab; sie verlassen ihre Stelle an der Zellwand und treten in Gruppen zusammen; bis dahin können sie ihre grüne Färbung bewahren, dann wird diese fahl, verschwindet endlich ganz, unter steliger Verkleinerung der Körner, an deren Stelle endlich die kleinen fettglänzenden meist intensiv gelben Körnchen übrig bleiben. Letztere sind den oben beschriebenen durchaus ähnlich, in absolutem Alkohol nicht löslich, geben aber ihren gelben Farbstoff an diesen ab und nehmen alsdann mit Iodlösung eine bräunlich gelbe Färbung an; bei Brassica Napus, wo ich es untersuchte, waren sie unlöslich in kalter Kalilauge und in cc. Schwefelsäure nahmen sie in 4—5 Minuten eine prachtvoll blaue Färbung an; in starker Salpetersäure wurden die gelben Körnchen schnell entfärbt, schwollen auf und boten das Ansehen von Oeltröpfchen dar; Salzsäure bewirkte keine wahrnehmbare Aenderung.

Abgeschnittene grüne Blätter in Wasser gestellt und verfinstert, ebenso einzelne Blätter oder Blattstellen durch Umhüllung mit schwarzem Papier des unmittelbaren Lichteinflusses beraubt, zeigen dieselben Erscheinungen, wie die grünen Blätter der ganzen in finstere Räume gestellten Pflanzen.

Ueber die chemischen Veränderungen bei der Degradation des Chlorophylls lässt sich wenig sagen. So lange die Chlorophyllsubstanz innerhalb der Zellen noch irgend wie als solche zu sehen ist, zeigt auch die Grundmasse derselben noch die protoplasmaähnliche Beschaffenheit und alle Reactionen der eiweissartigen Substanzen. — Das Auftreten eines rothen (Früchte) oder eines gelben Farbstoffs während des Verschwindens des grünen kann wohl am einfachsten dahin gedeutet werden, dass jene aus einer Umwandlung der letzteren entstehen.

§ 92. Der Chlorophyllfarbstoff kommt in der Zelle niemals getrennt von der protoplasmatischen farblosen Grundmasse des Chlorophylls vor und theilt alle Schicksale der letzteren; ich habe daher seine mikroskopisch wahrnehmbaren Veränderungen mit denen der Grundsubstanz zusammengefasst. Es erübrigt nun noch, das Wenige, was über die chemische Constitution desselben bekannt ist, hier kurz mitzutheilen, indem ich wegen der äusseren Einflüsse, welche auf den Farbstoff einwirken, noch auf unsere Abhandlung über die Lichtwirkungen verweise.

Der Chlorphyllfarbstoff besteht nach Pfaundler[2]) aus Kohlenstoff, Wasserstoff, Sauerstoff, nebst einem schon von Verdeil angegebenen sehr kleinen Gehalt an Eisen und einem vielleicht nur als Verunreinigung beigemengten Quantum Stickstoff, welches nach Pfaundler nur 0,037 Proc., nach anderen Chemikern[3]) aber mehr beträgt. Die von Pfaundler ausgeführten Analysen ergaben:

1) Auch bei der Entleerung der Blätter im Finstern bleibt in den Schliesszellen der Spaltöffnungen die Stärke übrig.

2) Ann. der Chem. u. Pharm. CXII. 37.

3) Morot (Ann. des sc. nat. 1849. XIII. p. 231) giebt einen Stickstoffgehalt des Chlorophyllfarbstoffs von 9 pCt. an, bei einem Sauerstoffgehalt von 15,38 pCt.!



	I.	II.
Kohlenstoff . .	60,85	60,82
Wasserstoff . .	6,35	6,41
Sauerstoff . .	32,80	32,77.

Wahrscheinlich ist aber nach Frémy[1]) der grüne Farbstoff ein Gemenge zweier Verbindungen, eines gelben und eines blauen Farbstoffs und die Analyse würde also nicht sowohl den ersteren als vielmehr jeden der letzteren zu zerlegen und ihre genetischen Beziehungen zu studiren haben; die Trennung der beiden Bestandtheile geschieht nach Frémy, wenn man unreines mit Alkohol ausgezogenes Chlorophyll mit einer Mischung von zwei Theilen Aether und einem Theil verdünnter Salzsäure schüttelt. Der blaue Bestandtheil, den Frémy als Phyllocyanin bezeichnet, bleibt dann in der Salzsäure, der gelbe, den er Phylloxanthin nennt, im Aether gelöst. Auf Zusatz von Alkohol vermischen sich die beiden getrennten Flüssigkeitsschichten wieder zu einer grünen. Gegen Thonerde zeigen beide Farbstoffe verschiedene Affinitäten, die aber noch mangelhaft bekannt sind. Der blaue Bestandtheil soll durch Basen in eine gelbe Modification übergeführt werden, die der Alkohol leicht löst und die Frémy als Phylloxanthëin bezeichnet, und aus welchem durch Säuren, namentlich Salzsäure, die blaue Farbe wieder hergestellt wird. Der aus vergeilten Pflanzen mit Alkohol extrahirte gelbe Stoff soll durch Behandlung mit Aether und Salzsäure theilweise in blauen Farbstoff übergeführt werden. Damit hängt es wahrscheinlich zusammen, dass, wie ich gefunden habe[2]), das gelbe Protoplasma vor oder nach seinem Zerfallen in Chlorophyllkörner durch cc. Schwefelsäure denselben grünen Ton annimmt, den grüne Chlorophyllkörner bei gleicher Behandlung zeigen. — Nach Frémy sollen die im Herbste gelb gewordenen Blätter weder Phyllocyanin noch Phylloxanthëin, sondern nur Phylloxanthin enthalten, welches demnach der gelbe Farbstoff der fettglänzenden Körnchen und Tropfen in den herbstlich entleerten Blättern sein müsste. Das Phylloxanthin ist nach ihm vor dem Ergrünen der Blätter (vor der Bildung des blauen Bestandtheils) sowie nach dem Verschwinden der grünen Färbung im Herbste vorhanden und bildet also den sozusagen stabilen Bestandtheil des Chlorophylls[3]).

Ob die bei den chemischen Analysen des Chlorophyllfarbstoffs immer wieder angegebenen Beimengungen von Fett, Wachs (selbst Harz wird genannt) irgend eine thatsächliche Beziehung zu dem Farbstoff haben, lässt sich noch nicht mit Bestimmtheit entscheiden, muss aber wenigstens zweifelhaft erscheinen; es ist möglich, dass diese Beimengungen erst durch den Gang der Analyse selbst mit dem Farbstoff sich so innig mengen. Wenn man grüne Blätter mit Haut und Haaren in Alkohol oder Aether extrahirt, so ist es selbstverständlich, dass man in dem Extract ein Gemenge aller derjenigen Stoffe der Blätter bekommt, welche

1) Ann. des sc. nat. XIII. 45. und »Landwirthsch. Vers. Stat.« Heft 7 p. 84.

2) Lotos (Prag) 1859. p. 6. Nach L. Phipson (Comptes rendus XLVII. 1858) werden herbstlich gelbe Blätter in cc. Schwefelsäure smaragdgrün.

3) »Bringt man in die salzsaure Lösung (des Chlorophylls) Zink, so entfärbt sich das Chlorophyll durch einen Reductionsprocess der ebenso auch durch andere reducirende Gemische, z. B. eine alkalische Traubenzuckerlösung, bewirkt werden kann; durch Oxydation an der Luft, beim Abdampfen der mit Zink versetzten salzsauren Lösung wird die grüne Farbe regenerirt« (Franz Schulze: Lehrb. d. Chem. für Landwirthe 1853. II. 2. Abth. p. 259).

gleich dem Chlorophyllfarbstoff in jenen Lösungsmitteln löslich sind, auch wenn sie innerhalb der Zellen gar nichts mit einander zu thun haben und die nachfolgende Schwierigkeit der Trennung der verschiedenen Substanzen des Extracts beweist nichts für ihre Vereinigung innerhalb der Pflanze. Das Fett und Wachs der alkoholischen und ätherischen Extracte grüner Organe stammt gewiss zum grossen Theil aus der Epidermis, zumal der Cuticula, wo sie mit dem Chlorophyll nichts zu thun haben; ein Theil des fetten Oels findet sich vielleicht immer als Beimengung der Protoplasmagebilde ohne Rücksicht auf ihre grüne Färbung und endlich findet sich in älteren chlorophyllhaltigen Zellen fettes Oel in farblosen Tropfen, oder auch grün oder gelb gefärbt neben den Chlorophyllkörnern vor, wo es wahrscheinlich einer Metamorphose der Stärke seine Entstehung verdankt. Theoretische Betrachtungen über die genetische Beziehung zwischen Fett, Wachs und Chlorophyllfarbstoff werden demnach durch die Analysen nicht gerechtfertigt[1]).

Zuweilen scheint der Chlorophyllfarbstoff durch beigemengte Substanzen verdeckt zu werden: Treviranus erzählt[2]): Batrachospermum moniliforme, Rivularia endiviaefolia haben im süssen Wasser ein schönes Hellgrün, im Seewasser ein schmutziges Roth und es ist merkwürdig, sagt Wahlenberg, dass das Seewasser diese Eigenschaft »das Grün in Roth umzuwandeln« nicht an vollkommeneren Gewächsen z. B. Zostera (Flora Lapponica 507) ausübt. Anderseits sieht man an roth gefärbten Seealgen, wenn sie aus ihrem natürlichen Medium in süsses Wasser kommen, oder auch nur mehr in Berührung mit der Luft gelangen, die grüne Farbe sich herstellen; dann geht z. B. das schöne Rosenroth des Fucus sanguineus in ein schmutziges Gelbgrün über und bei Fucus plumosus schreitet dieser Farbenwechsel bis zum Grünen fort. Fucus aculeatus hat im Meere eine Olivenfarbe aber an der Luft verwandelt sich diese in ein lebhaftes Grün.

Die in den Zellen der gefärbten Blüthenhüllen enthaltenen körnigen Gebilde von gelber oder blauer Farbe scheinen dem Chlorophyll insofern verwandt, als auch bei ihnen der Farbstoff an eine protoplasmaähnliche Grundsubstanz gebunden ist, welche bestimmte Formen annimmt. Ueber ihre Entstehung und chemische Natur ist aber noch wenig bekannt. Vgl. Trécul: Formations vésiculaires dans les cellules végétales (Ann. des sc. nat. 1858. T. IX. und X.) und »Anatomische Untersuchung über die Farben der Blüthen« von Hildebrandt (Jahrbücher f. wiss. Botanik III. p. 59).

§ 93. **Substanz des Protoplasma.** Mit dem Ausdruck Protoplasma bezeichnet man bei dem gegenwärtigen Zustande der Zellenlehre verschiedene Dinge. Einerseits nennt man so die Substanz, welche innerhalb ausgebildeter Zellen, die einen deutlichen Zellkern, oft neben Chlorophyll besitzen, die innere Seite der Zellwand auskleidet und an dieser rotirend sich bewegt oder netzartig vertheilte Ströme im Zellraume bildet, wie in den Haarzellen der meisten Pflanzen, im Parenchym, in unbefruchteten Embryosäcken, in den Characeenschläuchen u. s. w. Anderseits aber hat man sich neuerer Zeit daran gewöhnt, auch die ganze Substanzmasse, aus welcher die nackten Eier der Fucusarten, die unbefruchteten Eikörper vieler Algen und Pilze, höheren Kryptogamen und der Phanerogamen, so wie die Schwärmsporen und die Plasmodien der Myxomyceten bestehen, als Protoplasma zu bezeichnen. Nun zeigt aber die Entwickelungsge-

1) Damit erledigen sich die auch sonst nicht sehr verlockenden Angaben Morot's in Ann. des sc. nat. 1849. XIII. »Sur la coloration des végétaux.«

2) Treviranus »Physiol. der Gewächse« I. p. 547.

schichte dieser Gebilde, dass ihre Substanzmasse von inneren Kräften getrieben, sich selbst in mehrere verschiedene Substanzen zerlegt, die sich räumlich nebeneinander lagern. Die Eier und die Keimkörper bekleiden sich unmittelbar nach ihrer Befruchtung, die Schwärmer, nachdem sie zur Ruhe gekommen sind, mit einer Zellstoffhaut, die sich als peripherische Schicht aus der bereits vorhandenen Substanz ausscheidet; war vorher noch kein Zellkern da, oder treten nun neue Kerne auf, so scheidet sich ihr Bildungsstoff nach innen ebenfalls aus der ursprünglichen Masse aus; zuweilen sondert sich später aus eben derselben noch Chlorophyll ab; und endlich bleibt neben dem Allen noch eine farblose gewöhnlich feinkörnige Masse übrig, welche die Eigenschaften desjenigen Protoplasmas besitzt, das wir oben zuerst in Betracht zogen. Etwas Aehnliches zeigen die Plasmodien der Myxomyceten, wenn sie bei dem Uebergang zur Fruchtbildung oder bei dem zum Sclerotiumzustand in Zellen zerfallen und die einzelnen Portionen Zellkerne und Hautgebilde abscheiden; ebenso wird bei dem Austreiben der Schläuche aus Sporen und Pollenkörnern aus der ursprünglich vorhandenen Inhaltsmasse Zellstoff zum Wachsthum der Haut und bei den ersteren oft Chlorophyll abgeschieden. In ähnlicher Weise sind die jüngsten Zellen des Urmeristems der Wurzelspitzen und Knospen mit einem Plasma gefüllt, welches bei der Theilung die Substanz der neuen Kerne und die der neuen Zellhäute aussondert und je nach der Natur der Organe wird später aus demselben Plasma noch Chlorophyllsubstanz ausgeschieden.

Will man, nach dem Allen unter dem Worte Protoplasma irgend etwas Bestimmtes verstehen, so scheint es passend, nur die farblose, oft feinkörnige, sich freiwillig rotirend oder circulirend bewegende Substanz, wie sie uns allgemein (mit Ausnahme der Myxomycetenplasmodien) nur in den schon weiter entwickelten mit Kern und Zellhaut versehenen Zellen entgegentritt, so zu nennen. Man könnte zum Unterschied die organische Ursubstanz, wie sie uns in den Schwärmsporen, Eiern, im Inhalt der Sporen, Pollenkörner und der Theilungsgewebe der Stamm- und Wurzelspitzen u. s. w. sich darstellt, als Plasma schlechthin bezeichnen.

Versucht man es, sich von den oben berührten Entwickelungsvorgängen im Beginn des Zellenlebens eine möglichst nahe liegende Vorstellung zu bilden, so kann man annehmen, dass in dem Plasma die Molecüle aller der Dinge, die sich aus ihm abscheiden und sondern, schon enthalten sind oder doch durch einfache chemische Metamorphosen entstehen; man kann sich vorstellen, dass in dem Plasmaklumpen schon echtes Protoplasma, die Molecüle zellhautbildender und Zellkerne erzeugender Substanz, oft auch die Molecüle der chlorophyllbildenden Stoffe mit einander innig gemengt sind. Diese heterogenen, Molecül für Molecül neben einander liegenden Stoffe gerathen nun, wenn der Plasmaklumpen sich zur Zelle umbildet oder doch in dieser Ausbildung fortfährt, nach verschiedenen Richtungen hin in Bewegung; die zellkernbildenden Theilchen rücken nach dem Centrum zusammen, die zellhautbildenden drängen in der entgegengesetzten Richtung auswärts und bilden die Zellstoffhülle; die als Chlorophyll sich ausscheidenden sammeln sich zu verschiedenen Formen. Und nun erst tritt das eigentliche Protoplasma selbst zu Tage; auch von ihm braucht man nicht anzunehmen, dass es nun etwa erst im chemischen Sinne entsteht; man kann vielmehr als näher liegend voraussetzen, dass das Protoplasma als innerlich orga-

nisirte Masse schon in dem Plasma vorhanden war, dass es aber zwischen seinen eigenen Molecülen die der anderen Zellentheile eingestreut enthielt und dass es selbst dadurch dem Beobachter unkenntlich gemacht wurde. Bei dieser Vorstellungsweise würde das echte Protoplasma also die zusammenhaltende Grundsubstanz sein, aus deren molecularen Zwischenräumen die anderen nur heraustreten, und in den nackten Eiern, Schwärmern u. s. w. könnte man daher eine Grundlage von echtem Protoplasma annehmen, welches aber durch die Einlagerung der anderen Stoffe als solches zeitweilig unkenntlich, verdeckt ist. Diese Vorstellungsweise bietet zunächst den Vortheil, klar zu sein und sie kann mit den Thatsachen je nach Umständen sehr wohl in Uebereinstimmung gebracht werden, zumal wenn man noch weiter annimmt, dass die aus dem Protoplasma hervortretenden Stoffmassen nicht immer schon lange Zeit vorher in jenem müssen vorhanden gewesen sein, dass vielmehr durch den chemischen Process Molecüle verschiedener Stoffe beständig zwischen denen des Protoplasmas sich bilden und dann heraustreten können. — Unterstützt wird unsere Vorstellung dadurch, dass sie sich ebensoleicht auf die den vorigen entgegengesetzten Vorgänge anwenden lässt: Wenn die Sclerotien der Myxomyceten wieder in Plasmodien zusammenfliessen, so lösen sich die Zellhäute im Protoplasma auf, d. h. ihre Molecüle zerstreuen sich zwischen denen des wirklichen Protoplasmas: minder vollkommen scheint diese Vermischung heterogener Stoffe mit dem Protoplasma bei der Bildung der Zygosporen der Conjugaten zu sein; auch hier fliessen Zellkerne, Chlorophyll und Protoplasma zweier Zellen zu einem ganzen, zu einem Plasmaklumpen zusammen, aber es bleiben noch Chlorophyll, Fett und Stärke darin kenntlich, weil sie sich nicht in ihre Molecüle spalten und nicht zwischen denen des Protoplasmas zerstreuen. — Die Auflösung der Stärke im grünen Plasma von Hydrodictyon und anderer Algen, vor dem Zerfallen desselben in Gonidien wurde von Braun sorgfältig beobachtet: nachdem das Schwärmen der letzteren aufgehört, treten die im Protoplasma zerstreuten Molecüle des Amylums wieder zusammen und bilden Stärkekörner, andere werden aber zur Zellhautbildung verwendet: nichts kann hier näher liegen, als dass die Stärkemolecüle während der Schwärmzeit zwischen denen des Protoplasmas vertheilt waren und dann wieder sich sammelnd zum Vorschein kommen. Ich werde weiter unten zu zeigen suchen, dass eine ganz ähnliche Vorstellungsweise für die Aufnahme von Stärke und Zucker ins Protoplasma der Knospen und Wurzelspitzen und ihre spätere Ausscheidung aus diesem als Zellhaut sich geltend machen lässt.

Wenn die Entwickelung einer Zelle soweit gediehen ist, dass die verschiedenen anfangs gemengten Substanzen derselben nun neben einander liegen und das Protoplasma in seiner charakteristischen Form sichtbar wird, so darf das Letztere trotzdem nicht als eine Substanz betrachtet werden, die sich etwa durch eine chemische Formel ausdrücken liesse. Es ist zwar gewiss, dass eiweissartige Stoffe die nie fehlenden Bestandtheile desselben sind, und dass insofern eine chemische Charakteristik gegeben ist; ebenso unzweifelhaft ist es aber, dass das Protoplasma beständig andere Stoffe z. Th. aus dem Zellsaft, z. Th. von aussen her durch die Zellhaut in sich aufnimmt, dass zwischen seinen eigenen Molecülen, so lange die Zelle wächst, chemische Processe stattfinden, dass somit die Substanz weder eine unvermischte noch eine in der Zeit gleichartige sein kann. Das eigentliche Protoplasma muss in diesem Sinne mit dem grünen Protoplasma,

dem Chlorophyll verglichen werden[1], in dessen Substanz Stärkemolecüle sich bilden und ansammeln, und so wie in manchen Fällen die Chlorophyllsubstanz durch diese Function wahrscheinlich selbst verändert wird, so erfährt auch das Protoplasma mit zunehmendem Alter der Zellen häufig eine schwer zu charakterisirende Veränderung, die wahrscheinlich mit den chemischen Vorgängen, die es vermittelt, zusammenhängen.

Die im § geltend gemachte Vorstellung von der Fähigkeit des Protoplasmas die Substanzen der anderen Zellentheile in sich aufzunehmen und dieselben je nach Umständen wieder auszuscheiden, stützt sich vorzugsweise auf die Vorgänge bei sehr einfachen Pflanzen, wo eine andere Deutung kaum möglich ist. Ich lege deshalb ein besonderes Gewicht auf diese Thatsachen, weil sie geeignet sind, gewisse Vorgänge bei dem Stoffverbrauch der Keime, die sich aus Samen, Knollen, Zwiebeln u. s. w. entwickeln, aufzuklären, indem sie für die hier sehr complicirten Vorgänge das einfachste Schema darbieten, worauf wir später zurückkommen.

Da ich mich später noch gelegentlich auf die oben berührten Beispiele beziehen werde, so scheint es passend, einige der lehrreichsten hier näher vorzuführen.

Die soeben aus ihrer Mutterzelle frei gewordenen Eier von Fucus vesiculosus, serratus, nodosus bestehen nach Thuret's classischen Untersuchungen[2]) aus einer granulösen, olivengrünlichen Masse, welche vollkommen sphärisch, jeder Umhüllung entbehrt; beim Zerdrücken erkennt man eine amorphe krümlige Masse, die aus gelbgrünem Chlorophyll und einer viskösen farblosen Substanz zusammengesetzt ist, die sich mit Zucker und Schwefelsäure röthet. Bei Contraction durch wasserentziehende Mittel (Chlorzink, Schwefelsäure) tritt diese farblose Grundsubstanz, das Protoplasma, tropfenartig ausquellend über die Kugeloberfläche hervor. Nach der Befruchtung, und zwar nur 6—7 Minuten nach dem Zutritt der Spermatozoen, bekleidet sich die Eikugel mit einer anfangs sehr dünnen, bald dicker werdenden Zellhaut. Bei den später folgenden Zelltheilungen wird immer wieder neue Cellulose ausgeschieden. — Dass in diesem Falle die zellhautbildenden Molecüle erst durch Assimilation d. h. aus Kohlensäure und Wasser hergestellt würden, ist höchst unwahrscheinlich, es wäre diess ohne eine, dem Vorgang entsprechende, lebhafte Abscheidung von Sauerstoffblasen unmöglich, die, wenn sie stattfände, Thuret's und andrer Beobachter Aufmerksamkeit nicht entgangen wäre. Eher könnte man an eine derartige Neubildung des Materials zur Zellhautbildung bei den Schwärmsporen denken, die während ihrer Schwärmzeit und bei ihrem Chlorophyllgehalt einen solchen Assimilationsprocess unmerklich unterhalten könnten; allein die nicht chlorophyllhaltigen Schwärmer verhalten sich ebenso und bei ihnen ist an eine derartige chemische Thätigkeit überhaupt nicht zu denken. Zudem zeigen A. Braun's Beobachtungen[3]) an Hydrodictyon, Cladophora glomerata, Ulothrix, Pediastrum, Chlamidococcus sehr deutlich, woher die Substanz zur Zellhautbildung unmittelbar nach dem Aufhören des Schwärmens kommt: in allen diesen Fällen verschwinden die Amylumkörner in dem grünen Plasma der Mutterzelle, bevor dieses in Gonidien zerfällt. Jeder Schwärmer nimmt offenbar seinen Antheil von der aufgelösten Stärke mit, diese ist in seinem Protoplasma vertheilt und wird nach dem Schwärmen nach aussen hin als Zellstoff abgeschieden. — Nach Nägeli's älteren Angaben[4]) kann das mit Chlorophyll vermengte Protoplasma, welches bei den Conferven und Siphoneen die Zellwand auskleidet, nach einer Verletzung der Letzteren, sich zusammenziehen und von der Zellhaut ablösen; an dieser nun nackten Stelle des Protoplasmas wird alsdann ein Zellstoffüberzug abgeschieden, dessen

---

1) Ueber den dabei dennoch bestehenden wesentlichen Unterschied zwischen Chlorophyll und farblosem Protoplasma s. unten.

2) Ann. des. sc. nat. 1857. VII. p. 35.

3) A. Braun »Verjüngung« p. 210.

4) Zeitschrift für wiss. Bot. v. Schleiden und Nägeli 1844. p. 90—92.



Substanz also aus jenem hervortritt. Wenn der Protoplasmakörper der Zelle stärker verletzt wird, so trennen sich Stücke desselben ab, runden sich und überziehen sich mit Zellhaut.

Bei dem Uebergang der Myxomyceten in ihre Zellenzustände kann kein Zweifel darüber bestehen, dass die Substanz der sich bildenden Zellkerne und Zellhäute schon in Form organischer Verbindungen innerhalb des Plasmodiums enthalten war, denn eine Neubildung dieser Stoffe aus unorganischem Material, aus Kohlensäure, Wasser, stickstoffhaltigen Verbindungen wie Ammoniak und Salpetersäure kann deshalb nicht gedacht werden, weil eine solche Neubildung der betreffenden Substanz nur unter Sauerstoffabscheidung geschehen könnte, die hier, wo das Organ dazu, das Chlorophyll fehlt, unmöglich ist; die aus dem Plasmodium entstehenden Zellkerne und Häute müssen also ihrer Substanz nach schon vorher in dem Ersteren enthalten gewesen sein, womit nicht gesagt ist, dass der Zellhautstoff als solcher, d. h. in Gestalt von Cellulosemolecülen in dem Plasmodium verbreitet gewesen sein müsse, obwohl solches doch möglich wäre. Hier kommt es uns immer nur darauf an, zu zeigen, dass aus dem ursprünglichen Plasma, Plasmodium oder dem Protoplasma Substanzen austreten, die schon vorher in irgend einer Form darin enthalten waren; wie das Protoplasma dazu beitragen kann, solche Substanzen neu zu bilden, soll später betrachtet werden. — De Bary [1]) beschreibt die uns hier beschäftigenden Vorgänge folgendermaassen: »Mit vollendeter Gestaltung des Sporangiums wächst die Membran desselben (die wie es scheint keinen Zellstoff enthält) zu ihrer definitiven Stärke heran. Die von ihr umschlossene Protoplasmamasse nimmt die Beschaffenheit einer dicht und gleichförmig feinkörnigen Substanz an, welche alsbald für die Bildung des Capillitiums und der Sporen verbraucht wird, und daher als Sporenplasma bezeichnet werden mag. Bei den Genera, deren reife Sporangien frei von Kalkablagerungen sind, wird die ganze Inhaltsmasse des jungen Sporangiums zum Sporenplasma; — nur bei den Cribrarien und Dictydien schien es mir, als ob die in dem Plasmodium enthaltenen grösseren und gefärbten Körnchen ausgesondert und der Membran eingelagert würden. — Bei den zur Reifezeit mit Kalkablagerungen versehenen Gattungen sondert sich der Kalk und das Pigment, wo solches vorhanden ist, von dem feinkörnigen, farblosen Sporenplasma ab. In dem Letzteren treten mit Beendigung des Keimungsprocesses zarte kugelige, farblose und durchscheinende, scharf umschriebene Kerne auf, in denen ein etwas dunklerer, gleichfalls scharf umschriebener, manchmal (Trichia fallax) sehr kleiner Nucleolus suspendirt ist. Ihre Zahl mehrt sich sehr rasch; bald sammelt sich um jeden eine Portion Sporenplasma, zu einer gesonderten aber bei Berührung mit Wasser noch unregelmässig werdenden und leicht zerfallenden Masse, welche nun rasch ziemlich regelmässige Kugelgestalt, glatte scharf umschriebene Oberfläche und an letzterer endlich eine zunächst zarte und farblose Membran erhält, welche die den Kern umschliessende Protoplasmaportion zur Spore abgrenzt. Durch diesen Entwickelungsprocess entsteht ungefähr gleichzeitig in allen Theilen des Sporangiums eine ungeheure Menge von Sporen. Sie füllen dicht aneinander gedrängt, und nur durch sehr schmale wasserhelle Interstitien getrennt, den ganzen, vom Capillitium frei gelassenen Innenraum des Sporangiums aus. Ihre weitere Entwickelung besteht vorzugsweise darin, dass ihre Membran die für die Species charakteristische Dicke, Farbe und Structur annimmt. Ihr Protoplasma wird hierbei in der Regel feinkörniger, homogener, selten bilden sich in ihm grössere Körner aus. Eine Vergrösserung der Sporen findet nach ihrer Anlegung nicht mehr statt; im Gegentheil sind sie unmittelbar nach ihrer Entstehung immer durchschnittlich etwas grösser als zur Zeit der Reife.«

Bei dem Uebergang zu dem Ruhezustand, den De Bary als Sclerotium bezeichnet (p. 98. a. a. O.) zieht sich das Plasmodium zu einer runden, oft grob netzförmigen oder siebartig durchbrochenen Platte zusammen, oder es bildet polyedrisch höckerige Körper; dabei nimmt es festere Consistenz an, und sobald es etwa wachsartig geworden ist, findet man seine Substanz in unzählige $^{1}/_{40}$—$^{1}/_{27}$ Mill. grosse Zellen zerfallen, worauf das Ganze hornartig spröde wird. Zellkerne sollen in diesen Zellen nicht gebildet werden (Cienkowsky [2]); die Häute aber

1) »Die Mycetozoen« Leipzig 1864. p. 58.

2) Jahrb. f. wiss. Bot. III. das Plasmodium von Cienkowski p. 426. »Wo das Plasmodium

zeigen Cellulosereaction (a. a. O. p. 101). Sowohl Cienkowski als De Bary sahen diese Veränderungen der Plasmodien auf dem Objectträger stattfinden, wo also Nahrungsaufnahme aus einem organischen Substrat nicht statthaben konnte.

Sowie das Plasmodium die Substanz der Häute aus sich selbst abscheidet, so kann es dieselbe auch wieder in sich aufnehmen: »Wenn man (De Bary a. a. O. p. 102) ein fertiges trockenes Sclerotium bei hinreichender Wärme stark befeuchtet, so quillt es sofort auf, wird weich und nach 10—15 Stunden, manchmal auch erst später, fliessen seine Zellen der Mehrzahl nach wiederum zu einem beweglichen Plasmodium zusammen. Bevor das Letztere geschieht, verschwinden die Cellulosehäute, anfangs sind sie der Form nach noch erkennbar, aber nicht mehr blau zu färben, später findet man an ihrer Stelle nur mehr eine hyaline structurlose Gallert, zuletzt ist jede Spur verschwunden, die Cellulose muss daher zersetzt und gelöst werden.« Wenn nun in allen bisher betrachteten Fällen das zellenbildende Plasma unmittelbar vor der Abscheidung der Kerne und Zellhäute schon die dazu nöthige Substanz in sich enthielt, so finden sich dagegen zahlreichere Vorkommnisse, wo das Plasma von aussen her die betreffenden Stoffe erst in sich aufnimmt, um sie sofort wieder in neuen Formen abzusondern. Dies ist die einzig mögliche Vorstellung der Vorgänge bei der Embryobildung innerhalb der Archegonien der höheren Kryptogamen und im Embryosack der Phanerogamen. Der befruchtete sehr kleine Eikörper bekleidet sich hier nicht nur mit einer Zellhaut, sondern beginnt alsbald in regelmässiger Folge sich zu theilen, es entstehen hunderte von Zellkernen, Zellhäuten, die ganze Masse des Embryos übersteigt bald die des Eikörpers um das Vielfache und es giebt keine andere Quelle für diese Stoffzunahme als die nächste Umgebung. Bei dem Kryptogamen liefert offenbar das mit Eiweissstoffen und Stärke oder Oel beladene Gewebe in der Umgebung des Archegoniums das Material für den Embryo; bei den Phanerogamen liegt dieser in dem zuckerreichen, eiweisshaltigen Embryosack, der seinerseits von seiner Umgebung diese Stoffe zugeführt erhält. In beiden Fällen wird das Bildungsmaterial zunächst in das Gewebe des Embryos eingeführt und dort nicht nur zur Vermehrung des Protoplasmas und der Zellkerne benutzt, sondern z. Th. als Zellhautmasse abgeschieden. — Im Wesentlichen ist das Verhältniss dasselbe bei der Ernährung der sich vermehrenden Zellen der Wurzelspitzen, Stammspitzen und des Cambiums, wie wir unten sehen werden.

§ 94. **Herkunft der protoplasmabildenden Stoffe.** Richten wir unsere Aufmerksamkeit zunächst nur auf die eiweissartige Substanz, welche dem Protoplasma überall zu Grunde liegt und welche bei dessen Vermehrung und Wachsthum ebenfalls sich mehren und wachsen muss. Die nächste Herkunft dieser eiweissartigen Substanz ist in vielen Fällen nicht zweifelhaft; das sich beständig vermehrende Protoplasma in den wachsenden Wurzelspitzen und Stammknospen der Samenkeime, Knollentriebe, Zwiebelschossen, Frühjahrsknospen der Bäume, bezieht seine eiweissartigen Bildungsstoffe als solche schon vorgebildet aus den Reservestoffbehältern; aus dem Endosperm oder den Cotyledonen, dem Knollenparenchym, den Zwiebelschalen u. s. w. je nach der Art des Keimungsvorgangs, um den es sich handelt. In dem Grade als die neuen Organe, und also das Protoplasmaquantum ihrer Zellen sich mehren und vergrössern, nimmt die in den Reservestoffbehältern aufgespeicherte Menge von Eiweissstoffen ab, bis sie endlich mit Zurücklassung unbedeutender Ueberreste erschöpft sind. Während dieser Zeit des Verbrauchs sind gewisse Zellenzüge, welche die Ablagerungs- mit den Verbrauchsorten verbinden, beständig mit

gefärbt erscheint, wird der Farbstoff beim Uebergang in den ruhenden Zustand (das Sclerotium) mit in den Zellen eingeschlossen und nicht wie bei der Entstehung der Sporen aus dem Bildungsmaterial entfernt.«



eiweissartigen Stoffen gefüllt, die sich hier offenbar fortbewegen, die Gewebe durchsetzen, um an ihre Bestimmungsorte zu gelangen. Die in den Reservestoffbehältern aufgespeicherten Eiweissstoffe sind daher das Material, aus welchem das Protoplasma der Zellen der neuen Organe sich aufbaut; in dem Protoplasma der Theilungsgewebe wird ein Theil dieser zugeführten Eiweissstoffe zur Bildung von Zellkernen und später von Chlorophyll verwendet. — Ein analoges Verhalten lässt sich auch bei den mit grünen Blättern versehenen, assimilirenden Pflanzen erkennen; auch hier bedürfen die sich theilenden Zellen der Knospen, des Cambiums, der Wurzelspitzen beständig neues Material zur Bildung von Protoplasma, aus dem sich dann Zellkerne und nach Umständen Chlorophyllkörner entwickeln können; dieses Bildungsmaterial beziehen sie zunächst aus den mit Eiweissstoffen erfüllten Zellen der Gefässbündel, welche im Stamm und in der Wurzel, von den älteren Theilen ausgehend, bis in diese jungen Gewebe hinauf- und hinabreichen; offenbar wird auch in diesem Falle den Neubildungsherden das Material zur Vermehrung des Protoplasmas schon in Form von Eiweissstoffen zugeführt[1]; woher sie aber kommen, ob sie schon in den grünen Blättern entstehen und von hier aus den Stamm durchsetzend den Verbrauchsorten einfach zugeführt werden, lässt sich mit Bestimmtheit nicht angeben; denn es erscheint nicht unmöglich, dass auch ausserhalb der chlorophyllhaltigen Zellen der Blätter Eiweissstoffe durch Combination assimilirter stickstofffreier Substanzen mit Ammoniak- oder salpetersauren Verbindungen entstehen könnten. Mit Gewissheit aber darf man annehmen, dass das Protoplasma der wachsenden Wurzelspitzen, des Cambiums und der jüngsten Theile der Stammknospen, nicht die Fähigkeit besitzt, selbst eiweissartige Stoffe durch Assimilation aus unorganischen Verbindungen zu erzeugen, denn dies würde ohne Sauerstoffabscheidung nicht stattfinden können; es müssen diesen Neubildungsherden des Protoplasmas mindestens die schon sauerstoffärmeren, assimilirten Bestandtheile zugeführt werden, aus deren Vereinigung eiweissartige Stoffe sich bilden können; und da es eine allgemeine Regel ist, dass man die dünnwandigen Zellen der Gefässbündel, bis zu den Neubildungsherden hin mit Eiweissstoffen erfüllt findet, so bleibt die einfachste Annahme die, dass sie ihnen durch jene Zellenzüge zugeleitet werden, und schon vorher in älteren Gewebetheilen entstehen.

Die in dem Endosperm oder den Cotyledonen der Samenkeime anfgespeicherten zur Fortführung und zur endlichen Bildung von Protoplasma in den Neubildungsorten bestimmten Eiweissstoffe, finden sich daselbst entweder als feinkörnige Ausfüllungsmasse, in welcher Stärkekörner (Gramineen, Phaseolus, Pisum) oder Fettkörner (Allium Cepa, Phoenix) eingebettet liegen[2]), oder sie kommen in grosskörnigen Gebilden vor, welche unter dem Namen Aleuronkörner die Zellen der Endosperme und Cotyledonen erfüllen. Innerhalb dieser Aleuronkörner, über deren wahre Structur noch wenig Zuverlässiges bekannt ist[3]), finden sich

1) Die hier ausgesprochenen Ansichten über die innere Oekonomie der Pflanzen bezüglich der Eiweissstoffe habe ich zuerst in meiner Keimungsgeschichte der Schminkbohne (Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wiss. Wien 1859. p. 56—57), dann in dem Aufsatze »mikrochemische Untersuchungen« (in Flora 1862. p. 297 ff.) und ferner in meinen Keimungsgeschichten (Bot. Zeitg. 1862 und 1863) so wie in der Abh. »Betrachtungen über das Verh. einiger ass. Stoffe bei dem Wachsthum der Pfl.« in der Zeitschr. »Die landw. Vers. Stationen« Heft XIII. p. 52 geltend zu machen gesucht.

2) J. Sachs: zur Keimungsgeschichte der Gräser und der Dattel in Botan. Zeitg. 1862. p. 145 und 241; ferner: Keimung des Samens von Allium Cepa in Bot. Zeitg. 1863. p. 57.

3) Hartig: Bot. Zeitg. 1856. p. 257 und Pflanzenkeim 1858. p. 108; Holle: Neues Jahrbuch



die eiweissartigen Reservestoffe häufig in Form verschiedener schön ausgebildeter Krystalle, deren innere Structur aber, wie Nägeli zeigte, von der echter Krystalle wesentlich abweicht. Diese »Krystalloide« von eiweissartiger Substanz enthalten, nach demselben Gelehrten, wie es scheint, wenigstens zweierlei Substanzen von verschiedener Löslichkeit innig gemengt. Dass diese Krystalloide gleich den feinkörnigen eiweissartigen Reservestoffen bei der Keimung aufgelöst und den sich entwickelnden Geweben zugeführt werden, ist unzweifelhaft[1]), dass sie in den letzteren das Material zur Bildung und zum Wachsthum des Protoplasmas, der Zellkerne und des Chlorophylls liefern darf mit Bestimmtheit angenommen werden, 1) wegen der Uebereinstimmung der chemischen und physikalischen Eigenschaften, indem man den Grundsatz geltend macht, dass Aehnliches aus Aehnlichem sich bildet; und 2) weil für die Bildung des Protoplasmas und seiner Derivate in den Wurzelspitzen und Knospen des Keims eine andere Bezugsquelle des Baumaterials überhaupt nicht denkbar ist.

Wenn das Gewebe des Reservestoffbehälters während der Ruhezeit saftig bleibt, wie das Parenchym der Kartoffelknolle oder der Zwiebelschalen von Allium, Tulipa u. s. w., so kann die eiweissartige Substanz schon hier die Form von Protoplasma annehmen, welches dann bei beginnender Entwickelung der Keimtriebe aufgelöst, fortgeführt und in den Neubildungsorten nochmals zur Protoplasmabildung verwendet wird; so findet man zumal in den Zwiebelschalen von Allium Cepa die Parenchymzellen in der nächsten Umgebung der Gefässbündel mit Protoplasma dicht erfüllt, welches bei der allgemeinen Entleerung der Schalen während der beginnenden 2. Vegetationsperiode völlig verschwindet, d. h. fortgeführt wird. — Doch können auch im saftigen Gewebe krystallähnliche Niederschläge von eiweissartiger Reservesubstanz sich erhalten, wie es bei den Kartoffeln, zumal dicht unter der Schale, doch nur zuweilen vorkommt; diese sehr schön ausgebildeten Würfel von eiweissartiger Substanz wurden von Cohn entdeckt[2]). — Ausserdem kommt aber in saftigen Reservestoffbehältern ein Theil der eiweissartigen Substanz auch im Zellsaft gelöst vor, wie sich solche überhaupt wohl im Saft aller Gewebe findet.

Welche etwaigen chemischen Veränderungen die in den Reservestoffbehältern aufbewahrten Eiweissstoffe bei der Auflösung und Fortführung und bei ihrer endlich eintretenden Verwendung zur Protoplasmabildung erleiden, ist so gut wie unbekannt[3]). — Wahrscheinlich erleidet ein nicht unbeträchtlicher Theil der reservirten Eiweissstoffe tiefer eingreifende chemische Metamorphosen, wie man aus dem Auftreten des Asparagins schliessen darf; da dasselbe auch dann sich bildet, wenn eine Vermehrung des absoluten Stickstoffgehaltes bei der Keimung nicht erfolgt, so kann es seines Stickstoffs wegen nur aus den Eiweissstoffen des ruhenden Samens oder der ruhenden Knollen u. s. w. abgeleitet werden[4]). Später, zumal unter dem Einflusse des Lichts, soll es wieder verschwinden, indem es vielleicht von Neuem zur Bildung von Eiweissstoffen verbraucht wird. — Wenn ich übrigens die in den Reservestoffbehältern abgelagerten Eiweissstoffe als das Bildungsmaterial des Protoplasmas der Keimtheile in Anspruch nehme, so soll damit nicht behauptet sein, dass dies ihre einzige Aufgabe wäre, doch ist es gewiss ihre wichtigste und ihre am sichersten erkannte.

§ 95. **Herkunft der Eiweissstoffe.** Wenn, wie wir so eben sahen, in vielen Fällen Protoplasmagebilde auf Kosten schon vorgebildeter Eiweissstoffe ernährt werden, so entsteht nun die Frage, woher die Letzteren ihrerseits stammen, wo und wie sie erzeugt wurden. Dazu kommt, dass sich das Protoplasma keineswegs immer auf Kosten schon vorhandener, ihm einfach zugeführter Eiweiss-

für Pharmacie von Walz und Winkler 1858. X. p. 1 und 1859. XI. p. 338; Radlkofer: Krystalle proteinartiger Körper. Leipzig 1859; O. Maschke, Bot. Zeitg. 1859. p. 409.

1) A. Gris: Rech. anat. et physiol. sur la germination. Paris 1864.

2) Ferd. Cohn: 37. Jahresbericht der schlesisch. Gesellsch. für vaterl. Cultur 1859. Breslau.

3) Aus dem Legumin der trockenen Samen soll bei der Keimung Albumin entstehen.

4) Vergl. Boussingault: Comptes rendus 1864. LVIII. 917.

stoffe ernährt, dass es vielmehr oft darauf ankommt, in derselben Zelle, deren Protoplasma ernährt werden soll, das eiweissartige Nahrungsmaterial erst zu erzeugen.

Bei dem tiefen Dunkel, welches bis jetzt die erste Erzeugung der Eiweissstoffe in der Pflanze (und sie entstehen nur in. dieser), umgiebt, erscheint eine von Pasteur festgestellte Thatsache um so werthvoller[1]; er zeigte, dass die Vegetation und Massenzunahme der Hefenpilze nicht an die Gegenwart von Eiweissstoffen gebunden ist, dass es vielmehr genügt, ihnen eine stickstofflose organische Verbindung (Zucker oder Traubensäure) nebst einem salpetersauren oder einem Ammoniaksalz (unter Mitwirkung der Aschenbestandtheile) darzubieten. Da nun die Vermehrung der Hefenzellen in einer solchen Flüssigkeit so gut wie die aller anderen Zellen mit einer entsprechenden Vermehrung von Protoplasma, also auch von eiweissartiger Substanz verbunden ist, so darf man schliessen, dass die Hefenpilze die Fähigkeit besitzen, aus Zucker oder Traubensäure und Ammoniak oder Salpetersäure eiweissartige Stoffe zu erzeugen. Diesen chlorophyllfreien Zellen fehlt nur die Kraft, eine kohlehaltige organische Verbindung aus Kohlensäure herzustellen; diese muss ihnen dargeboten werden, weil sie das Organ der Sauerstoffabscheidung, das Chlorophyll nicht besitzen. Wird ihnen aber diese kohlenstoff-, wasserstoff-, sauerstoffhaltende Verbindung dargeboten, so sind sie im Stande, die Elemente derselben mit denen eines Ammoniak- oder eines salpetersauren Salzes zu combiniren und daraus eine eiweissartige Substanz herzustellen. Wie dies geschieht, ist unbekannt, und braucht uns einstweilen nicht zu interessiren. Dafür aber drängt sich die Frage auf, ob nicht auch andere Pflanzenzellen, z. B. das farblose Parenchym höherer Pflanzen dieselbe Fähigkeit haben könnten, wie die Hefenzellen? Lässt man diese sehr nahe liegende Analogie gelten, so würde ein wichtiger Theil des Stoffwechsels grünblättriger Pflanzen dadurch einigermaassen aufgehellt werden: den chlorophyllhaltigen Zellen der Blätter wäre unzweifelhaft die Aufgabe übertragen, aus Kohlensäure und Wasser zunächst ein Kohlehydrat, Stärke oder Zucker zu erzeugen; diese in den übrigen Geweben sich verbreitenden Verbindungen könnten dort mit Ammoniak- oder salpetersauren Salzen zusammentreffend zur Bildung von Eiweissstoffen benutzt werden; während die Erzeugung der Kohlehydrate aus Kohlensäure und Wasser ein Privilegium der chlorophyllhaltigen Zellen ist, würde nach jener Analogie jede andere Pflanzenzelle, wenn sie einmal Kohlehydrate besitzt, auch Eiweissstoffe selbst bilden können, indem sie Ammoniak- oder salpetersaure Verbindungen damit combinirt. Aber auch die chlorophyllhaltigen Zellen müssten dann im Stande sein, dies zu thun[2]; den Beweis dafür liefern die Protococcaceen, Conferven Conjugaten, die sich in destillirtem Wasser, welches neben den Aschenbestandtheilen auch Ammoniak- oder

---

1) Vergl. das gute Referat De Bary's in Flora 1863. p. 9 ff.

2) Vielleicht haben die Chlorophyllzellen der Blätter auch diese Fähigkeit in höherem Grade als die anderen Gewebe und Organe: ich habe schon früher mehrfach darauf hingewiesen, dass die dünnwandigen Zellen der Gefässbündel von den feinsten Blattnerven anfangend durch den Blattstiel bis zu den Internodien regelmässig eiweissartige Stoffe enthalten. Da man nicht wohl annehmen kann, dass sie hier ruhen, da man noch weniger Grund hat zu glauben, dass sie hier dem Mesophyll zugeleitet werden, so ist es wahrscheinlich, dass sie in dem Mesophyll entstehen und von hier aus den übrigen Organen zufliessen.



salpetersaure Salze enthält, in enormer Weise vermehren; die chlorophyllhaltigen Zellen dieser Pflanzen erzeugen in ihrem grünen Plasma zunächst Stärke offenbar, indem sie unter Sauerstoffabscheidung die Elemente der Kohlensäure und des Wassers combiniren; sie erzeugen aber auch eiweissartige Substanz, wahrscheinlich indem sie die Elemente des Ammoniaksalzes oder der Salpetersäure mit denen des schon gebildeten Kohlehydrats (oder eines Umwandlungsproducts desselben) verbinden. Es ist nicht ohne Interesse mit diesen Schlussfolgerungen, die auf wesentlich anderem Wege gewonnene Ansicht Rochleder's zu vergleichen: »Es gelingt,« sagt er[1]), mit der grössten Leichtigkeit, aus stickstofffreien organischen Substanzen stickstoffhaltige Körper mit Hilfe des Ammoniak zu erzeugen. Abgesehen von der Bildung von Ammoniaksalzen organischer Säuren, die wir auf diese Weise bilden können, lassen sich auf diese Art auch viele stickstoffhaltige Substanzen hervorbringen, die kein Ammoniak mehr als solches in sich enthalten. Es ist also mehr als wahrscheinlich, dass die Pflanzen die stickstoffhaltigen Bestandtheile aus stickstofffreien erzeugen unter Aufnahme der Elemente des Ammoniaks, das ihnen entweder fertig gebildet in Form eines Salzes zugeführt wurde, oder das sie aus zugeführten salpetersauren Salzen selbst infolge eines Reductionsprocesses gebildet haben. Demnach gehören die stickstoffhaltigen Bestandtheile des Pflanzenreichs einer späteren Bildungsperiode an, als die stickstofffreien, deren Erzeugung nothwendig vorangehen muss, wenn diese complexeren Stoffe gebildet werden sollen.« Die weiterhin von Rochleder hervorgehobene Vermuthung, dass zum Aufbau der Atomcomplexe der Eiweissstoffe die Radicale hochzusammengesetzter Alkohole fetter Säuren verwendet werden, schliesst die Beziehung der Kohlehydrate zur Entstehung der Eiweissstoffe nicht aus, da diese selbst vielfache genetische Beziehungen zu den Fetten darbieten.

Schliesslich soll nun noch darauf hingewiesen werden, dass die neuen Eiweissmolecüle wahrscheinlich immer nur zwischen den Molecülen des Protoplasmas entstehen. Wäre der wässerige Zellsaft der Schauplatz dieses chemischen Vorgangs, so wäre kaum einzusehen, warum nicht auch in jeder anderen wässerigen Lösung, welche dem Zellsaft nachgebildet wäre, Eiweissmolecüle sollten entstehen können. Ist das Protoplasma, wie allgemein angenommen wird, der unmittelbare Träger des Lebens, ist es die Ursache davon, dass in der Zelle die chemischen Processe wesentlich anders zu verlaufen pflegen als in künstlich hergestellten Lösungen, so wird man auch annehmen müssen, dass die chemischen Vorgänge, die es hervorruft, nicht neben ihm, sondern in seinem Inneren, zwischen seinen eigenen Molecülen stattfinden. Sowie das Chlorophyll, d. h. das grüne Protoplasma unter dem Einflusse des Lichts in seinem Inneren Stärke erzeugt, so wird man als wahrscheinlich annehmen dürfen, dass das farblose Protoplasma ohne den Einfluss des Lichts aus Stärke (oder deren Derivaten) und aus Ammoniaksalzen neue eiweissartige Molecüle erzeugen könne.

Bezüglich der genetischen Beziehung von Kohlehydraten und Eiweissstoffen mögen hier noch folgende Anführungen Kekulé's erwähnt werden[2]): schon Hunt habe 1848 darauf aufmerksam gemacht, dass der Knochenleim (Glutin) annähernd die Zusammensetzung eines Amids der Kohlenhydrate habe, nämlich $C_6 H_{12} O_6 + 2 NH_3 = C_6 H_{10} N_2 O_2 + 4 H_2 O$; und

1) Chemie und Physiol. der Pfl. Heidelberg 1858. p. 117.
2) Kekulé: Lehrb. d. org. Chem. II. 356.



umgekehrt könne aus Leim und ähnlichen Materien Zucker erhalten werden. »Die bis jetzt vorliegenden Versuche zeigen, dass die verschiedenen Kohlehydrate, wenn sie mit Ammoniakgas oder mit einer concentrirten Lösung von Ammoniak längere Zeit erhitzt werden, unter Austritt von Wasser stickstoffhaltige Substanzen liefern, die, wenn zu ihrer Darstellung eine nicht allzuhohe Temperatur angewendet wurde, mit dem Knochenleim wenigstens einige Aehnlichkeit zeigen. Dusart erhielt schon 1856, indem er Traubenzucker, Milchzucker oder Amidon mit wässerigem Ammoniak längere Zeit auf 150° erhitzte, stickstoffhaltige Substanzen, die aus wässeriger Lösung durch Alkohol in zähen Fäden gefällt wurden und mit Gerbsäure eine unlösliche und der Fäulniss widerstehende Verbindung gaben. Im günstigsten Fall wurden Substanzen erhalten, die 14 pCt. Stickstoff enthielten. Fast gleiche Resultate erhielt Stützenberger 1861. Aus Dextrin wurde bei 168 stündigem Erhitzen eine in Wasser lösliche und zu einer amorphen Masse eintrocknende Substanz erhalten, die 11 pCt. Stickstoff enthielt und durch Gerbsäure gefällt wurde.«

Am Schluss unserer Betrachtungen über die protoplasmatischen Gebilde und unmittelbar vor denen über die zellhautbildenden Stoffe dürfte eine Bemerkung Liebig's ihren geeigneten Ort finden, da sie von einer hervorragenden Autorität auf dem Gebiete der Chemie ausgeht und, wie ich glaube, mit den bisher und später von mir zu Grunde gelegten Anschauungen sehr wohl übereinstimmt: »In der Pflanze, sagt er[1], erzeugt der chemische Process aus dem Rohmaterial, aus der Kohlensäure, dem Wasser, dem Ammoniak, der Phosphorsäure, Schwefelsäure unter Mitwirkung der Alkalien und Erden u. s. w. höchst wahrscheinlich nur eine stickstoff- und schwefelhaltige, der Albumingruppe, und nur eine stickstofffreie, der Gruppe der Kohlehydrate angehörende Substanz; die erstere behält ihren Charakter während der Dauer der Vegetation, während die stickstofffreie zu einem geschmacklosen gummiartigen Körper (?) oder zu Cellulose oder zu Zucker und je nach der vorwiegenden organischen Thätigkeit in die ober- oder unterirdischen Organen zu einem Blatt- oder Wurzelbestandtheil wird.«

b. Die Baustoffe der Zellhaut.

§ 96. Genetische Beziehung der Zellhaut zum Protoplasma. Die anatomische Entwickelungsgeschichte zeigt, dass die Zellhaut der Zeit nach ausnahmslos als ein secundäres Product an dem ursprünglichen Protoplasmaleib der Zelle auftritt, dass sie, räumlich genommen, aus demselben ausgeschieden wird. Dieses räumlich zeitliche Verhalten kann nun aber der Ausdruck sehr verschiedener chemischer Beziehungen sein, und da es nicht möglich ist, die zellhautbildenden Molecüle selbst bei ihren chemischen Veränderungen im Protoplasma und bei ihrem Austritt aus diesem mit dem Auge zu verfolgen, so ist man auf Schlussfolgerungen angewiesen, die gerade hier z. Th. auf sehr verwickelten Prämissen beruhen und daher leicht zu Missverständnissen führen.

Von den überhaupt denkbaren Annahmen über den Vorgang der Entstehung und Ausscheidung der Zellstoffmolecüle aus dem Protoplasma ist eine sofort als objectiv unmöglich aufzugeben: ich meine die Annahme, als ob die Zellstoffmolecüle dort, wo sie aus dem Protoplasma hervortreten, auch sofort und unmittelbar aus den Elementen der Kohlensäure und des Wassers gebildet würden; wäre diess der Fall, so könnten Zellhäute nur von solchem Protoplasma gebildet werden, welches zugleich Sauerstoff in entsprechendem Quantum abschiede, also nur von grüngefärbtem und dem Licht ausgesetztem; die Beob-

1) Annalen der Chemie und Pharmacie 1862. Bd. 121. p. 177.



achtung zeigt aber, dass in der unendlich überwiegenden Mehrzahl der Fälle Cellulose abgeschieden wird von Protoplasmakörpern, die nicht grün sind, nicht vom Licht getroffen werden und dass überhaupt diese Thätigkeit des Protoplasmas mit der Sauerstoffabscheidung gar nichts unmittelbar zu thun hat. Daraus folgt nun aber sofort, da ein dritter Fall nicht möglich ist, dass die Substanz, aus welcher im Protoplasma die Zellhautmolecüle geformt werden, selbst schon eine assimilirte Verbindung sein muss, und es fragt sich nur welcher Art die letztere sein kann. Es wäre nun zunächst denkbar, dass die zellhautbildenden Molecüle durch eine Spaltung der Eiweissmolecüle entständen, welche das Protoplasma zusammensetzen; allein für eine solche Annahme fehlt es an jeder Analogie und sie würde voraussetzen, dass dabei eine stickstoffhaltige Verbindung übrig bliebe, welche den gesammten Stickstoff der Eiweisssubstanz des Protoplasmas enthielte; dieses noch gänzlich unbekannte Spaltungsproduct müsste sich in der Pflanze desto stärker anhäufen, je mehr die Masse der Cellulose zunimmt, wofür keine einzige Beobachtung spricht. Lassen wir daher diese, auch sonst in ihren Folgerungen auf Schwierigkeiten stossende Annahme beiseite, so bieten sich ferner zwei Möglichkeiten dar: die eine liegt in der Annahme, dass das Protoplasma, während es Zellstoff abscheidet, diesen schon enthält, d. h. Molecüle zwischen seinen eigenen Molecülen beherbergt, die schon alle Charaktere des Zellstoffs besitzen und einfach ausgeschieden zu werden brauchen, um sich als Zellhaut zusammenzulagern; auch diese Ansicht entbehrt einer Unterstützung durch die unmittelbare Beobachtung, da kein Beweis dafür vorliegt, dass Cellulosemolecüle überhaupt als solche im Protoplasma gelöst existiren können. Die nun endlich übrig bleibende Annahme ist nur die, dass das Protoplasma, während es Zellhaut bildet, in seiner Substanz Molecüle beherbergt, die an sich zwar noch nicht Zellstoff sind, die aber chemisch eine mehr oder minder grosse Aehnlichkeit mit der Cellulose haben und die leicht durch Zusammenlagerung Cellulosemolecüle erzeugen können. An derartigen Substanzen sind alle Pflanzen reich: das Amylum, die Zuckerarten, das Inulin entsprechen diesen Anforderungen sofort und wir werden sehen, dass die Fette hier wenigstens mittelbar eine Rolle spielen. Die Annahme, dass das Amylum, die Zuckerarten, das Inulin, selbst Fette im Protoplasma sich auflösen, dass sie zwischen den Molecülen desselben eine chemische Umänderung erfahren, durch welche sie befähigt werden, Zellstoff zu bilden, ist geeignet alle hierher gehörigen Erscheinungen der inneren Oekonomie der Pflanzen, soweit diese bekannt sind, zu erklären, sie tritt mit keiner Thatsache in Widerspruch; diese Theorie stützt sich zunächst auf das Princip, dass aus Aehnlichem Aehnliches entsteht, sie erklärt das Auftreten, Verschwinden und Wiedererscheinen der Stoffe bei der Entwickelung der Organe und ihrer Zellhäute, sie giebt ferner Rechenschaft von der Theilung der physiologischen Arbeit in der Pflanze, insofern gewisse Zellen die Fähigkeit haben, jene Stoffe zu erzeugen, welche an anderen Orten erst zur Zellstofferzeugung verarbeitet werden.

§ 97. Stärke, Zucker, Inulin und Fette sind das Material, aus welchem das Protoplasma die Zellhaut erzeugt[1]. Lassen

[1] Wenn ich hier und im Folgenden das Dextrin ausser Acht lasse, so geschieht es, weil seine Existenz in der lebenden Zelle durchaus fraglich ist. Frische Gewebestücke, welche mit



wir die Gründe und etwaigen Einwände, welche die theoretische Chemie gegen diesen Satz beizubringen hätte, einstweilen auf sich beruhen und halten wir uns an die räumlichen und zeitlichen Verhältnisse der genannten Stoffe in den sich entwickelnden Pflanzen, so bietet sich uns eine reiche Mannichfaltigkeit von Erscheinungen, die ihre einfachste und völlig ausreichende Erklärung in jenem Satze finden. — Zunächst ist darauf hinzuweisen, dass die in den Cotyledonen und Endospermen, ebenso in den Knollen, Zwiebeln und sonstigen perennirenden Organen niedergelegten Stoffe hinreichen, zur Entwickelung einer bestimmten Anzahl von Organen, für welche sie offenbar das Baumaterial darstellen; denn zur Bildung dieser ersten Organe braucht die mit dem Reservestoff versehene Pflanze nichts als Wasser- und Sauerstoff von aussen aufzunehmen; Assimilation neuer organischer Substanz ist um diese Zeit noch unnöthig. Die in den Reservestoffbehältern aufgehäuften Verbindungen sind nun immer zweierlei Art: einerseits sind jederzeit Eiweissstoffe vorhanden, deren Verwendung zur Erzeugung neuen Protoplasmas, neuer Zellkerne und Chlorophyllsubstanz unzweifelhaft ist; anderseits enthalten die Reservestoffbehälter jederzeit Stärke oder Zucker, oder Inulin oder Fett oder zwei oder drei dieser Stoffe gleichzeitig; dieselben verschwinden aber bei der Entwickelung der neuen Organe nicht nur aus dem Reservebehälter, sondern auch aus dem Inhalt aller Zellen der neuen Organe und dafür finden wir am Schluss einer solchen Entwickelungsreihe neben dem Protoplasma der neugebildeten Zellen die nun herangewachsenen Zellstoffhäute derselben, deren Masse sich in dem Grade vermehrt hat, als jene stickstofflosen Materien verschwunden sind: die Folgerung wird nahe gelegt, dass die letzteren das Material zur Bildung des neuen Zellstoffs geliefert haben; denn eine andere Quelle desselben ist nicht denkbar. Die vereinzelten, mit Reservestoffen versehenen Zellen bieten uns für das Gesagte die einfachsten und am leichtesten zu übersehenden Verhältnisse dar: die Sporen der Kryptogamen enthalten jederzeit entweder fettes Oel, oder Stärke oder beides zugleich, und diese Stoffe verschwinden in dem Grade aus dem Inhalt, als bei dem Austreiben der Keimschläuche sich die Zellhaut vergrössert, die Quantität der Cellulose also zunimmt. Die Pollenkörner verhalten sich ähnlich, obgleich bei ihnen die Verhältnisse sich dadurch verwickeln, dass die Keimschläuche derselben bei dem Eindringen in die Gewebe des weiblichen Organs auch in diesem Nährstoffe vorfinden. H. von Mohl machte schon vor langer Zeit darauf aufmerksam, dass die Stärkekörnchen in den jungen Schleudern der Lebermoose verschwinden, wenn die Spiralfaser in diesen sich ausbildet. Bei den Chlorophyllalgen lösen sich die Stärkekörner im grünen Plasma auf, wenn dieses sich zum Zerfallen in Gonidien vorbereitet; offenbar ist diese nun scheinbar verschwundene Stärke das

---

Kupfervitriollösung getränkt und mit Kali etwas erwärmt, grosse Mengen von rothem Kupferoxydul reduciren, verlieren diese Eigenschaft, d. h. den reducirenden Stoff durch Extraction mit Alkohol von 96 pCt. Da das Dextrin, welches jene Reaction möglicherweise bewirken konnte, in so starkem Alkohol unlöslich ist; so müsste es nach der Behandlung des Gewebes mit solchem noch in den Zellen vorhanden sein; die nun aber nicht eintretende Reduction beweist, dass der reducirende Körper durch Alkohol ausgezogen wurde und daher aus Glycose besteht. Sollte vielleicht das Dextrin an sich nicht reducirend wirken, so fehlt es an jedem Mittel, es in den Zellen nachzuweisen. (Vergl. Sachs: Mikrochemische Untersuchungen: in Flora 1862. Nr. 19).

Material, aus welchem nach vollendetem Schwärmen die Zellhaut sich bildet. — Alle Samen enthalten im Endosperm oder den Cotyledonen entweder Stärke oder Fett oder beides zugleich und beiderlei Stoffe verschwinden, wenn die Zellhäute der Keimtheile sich ausbilden; die mikrochemische Beobachtung zeigt, dass diese Stoffe den Wurzeln und Knospen durch bestimmte Zellschichten zugeführt werden und dass sie dort zeitweise sich ansammelnd wieder verschwinden, sobald die betreffenden Zellen ihre Häute definitiv ausbilden. Die Stärke in den Knollen der Kartoffel wird in gleicher Weise in die Keimtriebe übergeführt und verschwindet endlich, wenn die Zellhäute derselben sich ausbilden. Bei der Entfaltung der Winterknospen der Bäume im Frühjahre verschwindet nicht nur die in den Knospentheilen selbst angehäufte feinkörnige Stärke, sondern auch die im Stamm (Holz und Rinde) abgelagerte, die ihnen zugeführt wird. Ebenso wird der Rohrzucker im Parenchym der Runkelrübe, wo er über den Winter abgelagert war, verbraucht, wenn im Beginn der zweiten Vegetationsperiode die ersten Laubblätter sich bilden; das Gleiche geschieht mit der Glycose, welche die Zwiebelschalen von Allium Cepa erfüllt und mit dem Inulin in den Knollen von Dahlia und Helianthus tuberosus, wenn die Knospen austreiben[1]).

Gehen wir nun mehr auf das Einzelne der Erscheinungen ein, welche bei der Organbildung auf Kosten der Reservestoffe stattfinden, so drängt sich zuerst die Bemerkung auf, dass es für den letzten Zweck, für das Wachsthum der Zellhäute nämlich, im Allgemeinen gleichgiltig ist, ob das dafür vorhandene Bildungsmaterial in Form von Kohlehydraten oder als Fett abgelagert war. Während z. B. die Zellhäute des Samenkeims von Helianthus tuberosus und Dahlia ihr Bildungsmaterial aus dem in den Cotyledonen aufgespeicherten fetten Oel beziehen, findet sich zum Zweck der Zellhautbildung für die Knollentriebe derselben Pflanzen Inulin in dem Parenchym der Knollen abgelagert; ebenso bezieht der Samenkeim der Runkelrübe seine zellhautbildende Substanz aus einem stärkehaltigen Endosperm, die Keimtriebe der überwinterten Wurzel aber finden zu demselben Zweck Rohrzucker vor; die Samenkeime von Allium Cepa bilden ihre Zellhäute auf Kosten des im Endosperm abgelagerten Fettes, die Blätter der zweiten Vegetationsperiode aber benutzen zum Wachsthum ihrer Zellhäute die in den Zwiebelschalen aufgehäufte Glycose.

Diese physiologische Gleichwerthigkeit von Stärke, Zucker, Inulin, Fett wird leichter begreiflich, wenn man erfährt, mit welcher Leichtigkeit diese verschiedenen Stoffe während der Entwickelung der Gewebe sich einer in den anderen umwandeln können, sie verhalten sich derart, dass man sie gewissermassen nur als verschiedene Erscheinungsformen derselben Substanz betrachten kann. Zumal haben sie alle die Eigenschaft, sich leicht in Glycose umzuwandeln, diese bildet das vermittelnde Glied[2]) bei den Metamorphosen der zellhautbilden-

---

1) Die Beobachtungen, auf welche sich diese und die folgenden Angaben stützen, habe ich in meinen folgenden Abhandlungen specieller mitgetheilt »Ueber die Stoffe, welche das Material zur Bildung der Zellhäute liefern« (Jahrb. f. wiss. Bot. III. 183); »Mikrochemische Untersuchungen« (Flora 1862. Nr. 19 ff.); sowie in meinen mehrfach citirten Keimungsgeschichten der Schminkbohne, der Gräser, der Dattel, von Allium Cepa; Manches ist auch meinen neueren Untersuchungen entnommen.

2) Daher ist eine nur einigermaassen befriedigende Einsicht in die Vorgänge des Stoffwechsels unmöglich, wenn man bei der mikrochemischen Verfolgung der Gewebebildung, wie



den Stoffe; eine bedeutungsvolle Erscheinung ist es ferner, dass die Stärke, die in ihrer chemischen und physikalischen Beschaffenheit der Zellhaut am nächsten steht, in den zum Wachsthum gelangenden Geweben sich provisorisch und transitorisch einfindet, um dann verbraucht zu werden; es macht den Eindruck, als ob die den Verbrauchsorten zugeführten Zellstoffbilder sich zunächst in Stärke umwandelten, bevor sie in Zellstoff selbst übergehen. Einige Beispiele sollen diese Verhältnisse veranschaulichen. Bei der Keimung aller untersuchten ölhaltigen Samen erfüllt sich das Parenchym der in Streckung (Zellhautwachsthum) übergehenden Keimtheile mit Glycose, gewöhnlich tritt gleichzeitig oder selbst schon vorher feinkörnige Stärke in den jungen Zellen auf, die sammt jener am Ende der Streckung des betreffenden Organs verschwindet; zuweilen ist die transitorische Stärkebildung nur unbedeutend, wie bei den Samenkeimen von Helianthus annuus, aber sie findet dennoch statt; das Auftreten von Stärke in den zum Wachsthum bestimmten Zellen ist so durchgreifend, dass sie selbst in den Endospermzellen von Ricinus sich bildet, während diese, wie Mohl zeigte, bei der Keimung wachsen, obwohl das Endosperm später nach seiner Entleerung am Ende der Keimung abgeworfen wird. So wie die Reihenfolge des Wachsthums die verschiedenen Stellen der Wurzel, der Internodien der Blätter ergreift, so erfüllen sich diese betreffenden Stellen auch in derselben Reihenfolge mit Stärke und Zucker, und in der gleichen Reihenfolge verschwinden diese Stoffe mit vollbrachter Streckung der betreffenden Organe, sofern dieselben nicht noch zur weiteren Fortleitung derartigen Materials nach höher oder tiefer liegenden Theilen dienen. Dasselbe findet statt bei dem Wachsthum der Keimtriebe aus inulinhaltigen Knollen und aus Rohrzucker enthaltenden Wurzeln, auch hier wird offenbar auf Kosten des Inulins im einen, auf Kosten des Rohrzuckers im anderen Falle in den zur Streckung sich vorbereitenden Gewebetheilen Stärke angehäuft, die unter Glycosebildung verschwindet, wenn die Zellhäute der betreffenden Region sich ausbilden. Ein besonders lehrreiches Beispiel dieser Stoffwandlungen bietet die keimende Dattel; die für den winzig kleinen Keim bestimmte Reservenahrung besteht hier (ausser den Eiweissstoffen und wenigem Fett) aus den dicken Zellwänden des Endosperms, welche bei der Keimung aufgelöst und vom Saugorgan des Cotyledons aufgesogen werden (nur die äussersten Schichten der Zellhäute, die sogenannte primäre Membran bleibt übrig). An Stelle des aufgelösten und aufgesogenen Zellstoffs findet sich nun im Saugorgan und in seiner Scheide abwärts bis zur Knospe und Wurzel das ganze Parenchym mit Glycose erfüllt, in allen wachsenden Theilen der Wurzel, der Keimblätter u. s. w. erfüllt sich aber, bevor die Streckung beginnt, alles junge Parenchym mit feinkörniger Stärke, welche bei beginnender Streckung jedes Theils sich in Glycose verwandelt; mit vollendetem Wachsthum jedes Keimtheils ist Glycose und Stärke in ihm verschwunden, die Zellhäute dafür ausgebildet. — Dieselbe Gesetzmässigkeit macht sich auch bei den stärkehaltigen Samen, z. B. der Bohne, Saubohne, Erbse, der Gräser geltend. Die in den Cotyledonen oder im Endosperm in grossen Körnern aufgespeicherte Stärke wird zunächst unter

---

es bisher von allen Beobachtern ausser mir geschah, die Glycose und den Rohrzucker in den Geweben vernachlässigt, statt sie beständig neben Stärke und Inulin durch mikrochemische Reactionen zu verfolgen.



Glycosebildung aufgelöst; in dem vorher ganz stärkefreien oder doch stärkearmen Parenchym des noch unentwickelten Keims tritt nun zunächst eine enorme Menge feinkörniger Stärke auf, die an derjenigen Wurzelstelle, welche zuerst zu wachsen beginnt, sich unter Zuckerbildung auflöst, ein Vorgang, der sich in allen anderen Keimtheilen in der Reihenfolge ihres Wachsthums wiederholt, während aus dem Reservestoffbehälter beständig Stärke in die zur Entwickelung bestimmten Organe übergeführt und dort transitorisch in kleinen Körnchen abgelagert wird.

Dieselben genetischen Beziehungen der Stoffe unter einander, und dieselben Verhältnisse ihres Auftretens und Verschwindens machen sich nun auch während des ganzen Verlaufs der Vegetation, bei der Ausbildung der Blüthen, Früchte, und bei der Ablagerung der Reservestoffe in Knollen, Zwiebeln u. s. w. geltend.

Während sich bei den auf Kosten ihrer Reservestoffe wachsenden Keimen und Zweigen die zellhautbildenden Stoffe in gewissen Zellenzügen von den Aufspeicherungsorten bis zu den Verbrauchsstätten (zellhautbildenden Geweben) hin verfolgen lassen, wenn man nämlich den Metamorphosen Rechnung trägt, so findet ein entsprechendes Verhalten auch nach der Entleerung der Reservestoffbehälter statt, insofern nun die assimilirenden Laubblätter für die fortwachsenden und sich neubildenden Organe die Rolle der Reservestoffbehälter übernehmen. Von den stärkeerzeugenden Blättern aus lassen sich die zellhautbildenden Stoffe in Form von Stärke, Glycose, Fett, Inulin bis zu den Verbrauchsstätten hin, d. h. bis in die Knospen und Wurzelspitzen hinein verfolgen; es ist eine weitverbreitete vielleicht ausnahmslose Erscheinung, dass, gleichgiltig ob die älteren Stammtheile reich oder arm an Stärke sind, diese doch innerhalb der Knospe das junge Parenchym unter dem Vegetationskegel sowie das der jungen Blätter dicht erfüllt, um bei der Streckung, dem Zellhautwachsthum derselben, zu schwinden. — Aehnlich wiederholen sich die Erscheinungen bei der Anlage und Entfaltung der Blüthentheile, bei dem Wachsthum der Pericarpien und der Samen. So findet sich das Parenchym der jungen Kelche und Blumenblätter von Tropaeolum majus während des Knospenzustandes bis zur Zeit des Aufblühens dicht erfüllt mit Stärkekörnchen, die ihm durch den Blüthenstiel zugeführt werden, sogleich nach dem Aufblühen, also nach der letzten schnellen und ausgiebigen Zellstoffbildung ist die Stärke aus diesen Organen vollkommen bis auf die letzte Spur verschwunden; ganz ähnlich verhalten sich die Filamente; in den die Antherenwandung darstellenden Zellen ist während der Ausbildung der Antheren viel Stärke enthalten, besonders auch in der später mit Spiralfasern versehenen Schicht; mit zunehmender Ausbildung der Letzteren nimmt die Stärke ab und verschwindet vor dem Aufspringen der Anthere vollständig: die anfangs 8—9 Mikromillimeter im Durchmesser haltenden Zellen vergrössern sich schliesslich auf 36—40 Mikromillimeter im Durchmesser. — Bei den nicht persistirenden Blüthentheilen ist das Verschwinden der Stärke bei dem Wachsthum der Zellwände um so leichter zu erkennen, weil diese Organe nicht, wie es sonst oft geschieht, später nochmals Stärke und ähnliche Stoffe aufnehmen, um sie anderen Organen zuzuführen; daher mögen noch einige Beispiele dieses wichtige Verhalten erläutern. Der Blüthenknospe von Arum maculatum wird vom Rhizom her die Stärke durch den Schaft zugeführt, dessen Parenchym davon erfüllt ist. So lange sich die Spatha

von 6,5 Cm. Länge noch in den Blattscheiden eingewickelt findet, enthält sie in ihrem Parenchym viel Stärke, und während sie fortwächst, wird ihr immer noch solche zugeführt, denn auch bei 12 Cm. Länge, wenn sie schon frei hervortritt, ist ihr Parenchym noch mit Stärkekörnchen reichlich versehen; diese Letztere verschwindet nun aber vollständig bei dem Aufblühen der Spatha, wenn die Zellwände derselben ihre letzte Ausbildung erfahren. — Die noch in der Zwiebel eingeschlossenen in ihren Organen aber schon allseitig angelegten Blüthenknospen von Hyacinthus orientalis enthalten im Parenchym des Perigons, der Antherenwände, der Carpelle sehr viel feinkörnige Stärke, die ihnen aus der Stärkeniederlage der Zwiebelschalen durch den noch kurzen Schaft und die Blüthenstiele zugeführt wird; sobald sich aber die Blüthen entfaltet haben, ist auch die Stärke aus den genannten Geweben vollkommen verschwunden. Ganz dasselbe ist bei der Entfaltung der Tulpenblüthen zu beobachten. In den genannten Fällen tritt nach dem Verschwinden der Stärke keine Glycose auf, offenbar, weil die Stärke ganz zur Zellhautbildung verwendet wurde. In manchen Blüthen wird aber die durch den Blüthenstiel zugeführte Stärke ganz oder zum Theil in Glycose verwandelt, wie es bei Cucurbita und Solanum tuberosum geschieht. — In vielen Fällen findet sich die Stärke nicht in den mit Zellstoffbildung beschäftigten Zellen selbst, sondern sie wird in einer benachbarten Zellschicht angehäuft, sie sammelt sich hier provisorisch und aus diesem Vorrath wird der Bedarf der anderen Schicht, deren Wände im Wachsen begriffen sind, gedeckt. Dahin gehört die Thatsache, dass alle Wurzelhauben Stärke enthalten, die offenbar als Nährstoff für die jungen Zellen der wachsenden Spitze dient. In den stark verholzenden Zellen des Endocarps und der Testa von Ricinus communis findet sich während ihrer Ausbildung keine Stärke und nur anfangs Glycose; dafür aber findet sich neben jeder der genannten Schichten bis zur Reife hin eine Zellenschicht, die beständig Stärke enthält, die sie offenbar aus den zuführenden Parenchymschichten des Blüthenstiels bezieht. Ganz ähnlich ist es auch mit dem Embryosack in vielen Fällen nach der Befruchtung; die ihn unmittelbar umgebenden Zellen des Knospenkerns, die selbst nur mässig oder nicht wachsen, bleiben mit Stärke erfüllt, die sie durch den Nabelstrang beziehen, und diese Stärke liefert offenbar das Material für die Zellstoffbildungen innerhalb des Embryosackes. Auch die sich ausbildenden Gefässbündelelemente, junge Bast-, Holz- und Gefässzellen enthalten niemals Stärke, sondern diese, ihr Bildungsmaterial, findet sich zur Zeit, wo ihre Häute wachsen, in den benachbarten Parenchymzellen des Markes und der Rinde; ein wie es scheint ausnahmsloses Verhalten. (Wenn Holzzellen Stärke führen, so geschieht es erst nach ihrer völligen Ausbildung, alsdann beherbergen sie dieselbe als Reservenahrung für andere Organe und für spätere Zeiten.)

Wenn bisher die in den Reservestoffbehältern aufgestapelten Kohlehydrate und Fette als das Baumaterial bezeichnet wurden, aus welchem sich unter Vermittelung des Protoplasmas die Zellstoffhäute bilden, so darf dies keineswegs in dem Sinne aufgefasst werden, als ob das gesammte Quantum dieser Verbindungen sich einfach unter den nöthigen Verwandlungen in Zellstoff umsetzte; dass dies nicht der Fall ist, zeigt sich zumal bei der Keimung der Samen deutlich. Wie schon aus unserer Abhandlung über die Athmung ersichtlich ist, wird ein je nach Umständen wechselnder, immer aber sehr namhafter Antheil der stick-

stofflosen Reservestoffe während der Keimung verbrannt, zur Bildung von Wasser und Kohlensäure verbraucht; dasselbe geschieht unzweifelhaft bei der Entwickelung der Knospen und Blüthen, beim Reifen der Früchte. Ausserdem aber wird ein Theil der stickstofflosen Reservestoffe in neue Verbindungen übergeführt, die zwar in der Pflanze bleiben, aber für die Zellstoffbildung so zu sagen verloren sind; so entstehen häufig grosse Mengen von Gerbstoff, geringere Quantitäten von Gummi, selbst ätherische Oele und wenig bekannte andere Stoffe, die man als Extractivstoffe zu bezeichnen pflegt. Alle diese Stoffe bilden sich bei der Keimung und den verwandten Vorgängen wahrscheinlich nur auf Kosten der Stärke und des fetten Oels, da die stickstoffhaltige Substanz nicht entsprechend vermindert wird, und andere Verbindungen nicht in hinreichender Menge da sind. Auf diese Art wird es erklärlich, wenn von den aufgespeicherten Quantitäten der Stärke, des Zuckers, Inulins und Fettes ein selbst überwiegender Bruchtheil zu anderen Stoffbildungen verwendet wird, während ein nur untergeordnetes Quantum derselben für die Zellstoffbildung übrig bleibt[1]).

Eine bei den mikrochemischen Untersuchungen ausnahmslos sich geltend machende Erscheinung ist für die Beurtheilung des Vorgangs der Zellhautbildung auf Kosten des zugeführten Materials von Bedeutung. Obwohl sich nämlich in dem Parenchym aller sehr jungen Organe unmittelbar vor oder während der Streckung Stärke oder Zucker mikrochemisch nachweisen lässt, sind doch die allerjüngsten Gewebe, die in lebhafter und wiederholter Theilung begriffenen Zellen der Wurzelspitze, Stammspitze, der jüngsten Blattanlagen, der jüngsten Samenknospen, des Cambiums u. s. w. immer frei von Stärke, frei von mikrochemisch nachweisbarem Zucker und Fett. Diese mit Protoplasma ganz erfüllten Zellen müssen trotzdem zellhautbildende Stoffe in sich enthalten, die ihnen aus der Nachbarschaft, wo sich immer Stärke oder Zucker findet, zugeführt werden; dass sie solche Stoffe enthalten, geht aus der beständig sich wiederholenden Neubildung von Zellhäuten hervor, die bei jeder Zelltheilung entstehen; allein die Quantität des dazu nöthigen Materials braucht nur gering zu sein, da diese neugebildete Häute eine geringe Massenentwickelung bieten. Dass die zellhautbildende Substanz dem sich theilenden Protoplasma beigemengt ist, darf man annehmen, obgleich sie nicht darin nachgewiesen werden kann, und zwar aus den im vorigen Paragraph genannten allgemeinen Gründen. Wenn dagegen in den schon etwas älteren, aber noch immer sehr jungen Geweben Stärke, Zucker, Fett sich findet, so sind dieselben als ein Ueberschuss zu betrachten, der den Zellen zugeführt wurde, während das, was sie eben und augenblicklich zur Zellhautbildung brauchen, auch hier im Protoplasma aufgelöst und in diesem verdeckt ist; das Protoplasma nimmt offenbar beständig einen Theil der im Zellsaft zeitweilig niedergeschlagenen Stärke, des Fettes und des darin gelösten Zuckers in sich auf, und scheidet dafür nach aussen hin Zellstoff ab. Wenn also in den zum schnellen Wachsthum bestimmten Geweben zellhautbildende Stoffe sichtbar sind, so rührt es daher, dass ihnen dieselben in grösserer Menge zugeführt werden, als sie dieselben anfangs verbrauchen können, erst später verbrauchen sie diese Stoffe ganz. Es lässt sich nun auch der Fall denken, der freilich selten zu sein scheint, dass die Zuführung der Stoffe in ein wachsendes

1) Vergl. den folgenden Paragraph.



Gewebe gerade so schnell stattfindet, als sie von dem Protoplasma desselben aufgenommen und verarbeitet werden, dann wird man bei der Untersuchung die betreffenden Stoffe an den Orten ihrer Wirksamkeit überhaupt nicht nachweisen können.

Der im Eingang dieses Paragraphen hingestellte Satz wurde zunächst nur aus dem Verhalten der Kohlehydrate und Fette bei der Entwickelung der Zellhäute gefolgert, und diese Art der Ableitung ist offenbar nicht nur die dem Physiologen nächstliegende, sondern auch streng berechtigt. Fragen wir nun, was sich von Seiten der theoretischen Chemie zu Gunsten unserer Schlussfolgerungen sagen lässt, so sind es auch hier fast nur Andeutungen und Analogien, auf welche wir uns hingewiesen finden[1]). — Die Annahme, dass aus Stärkekörnern nach deren Auflösung im Protoplasma Zellhaut gebildet werde, kann vom chemischen Standpunct aus nicht überraschen, da die Substanz beider Gebilde in so hohem Grade ähnlich ist, dass es geradezu unthunlich erscheint, irgend einen durchgreifenden Unterschied aufzufinden; zumal seit den so tiefeingehenden Untersuchungen Nägeli's über die Zusammensetzung der Stärkekörner und der Cellulose aus zweierlei mit einander innig gemengten Molecülen und über die Aehnlichkeit der Molecularstructur beider Gebilde kann man die Stärkekörner geradezu als provisorische und transitorische Zellhautgebilde betrachten. Diese grosse Aehnlichkeit der Stärke mit der Cellulose macht es nun anderseits aber auch wahrscheinlich, dass die Stärkemolecüle, wenn sie im Protoplasma sich auflösen um zur Zellhautbildung verwendet zu werden, k e i n e tiefeingreifende chemische Aenderung erfahren; welchen Sinn hätte es für die innere Oekonomie der Pflanze, einen Stoff wie die Stärke in so enormer Menge und so allgemein zu erzeugen, ihn mit fast allen Eigenschaften der Zellhaut selbst zu begaben, ihn offenbar als Vorstufe der Zellhautbildung selbst hinzustellen[2]), wenn nun derselbe Stoff un-

1) Die Formeln der betreffenden Verbindungen nach Kekulé:

I. Gruppe: Glycosen:
$C_6 H_{12} O_6$: Traubenzucker (Dextrose)
Fruchtzucker (Levulose).

II. Gruppe:
$C_{12} H_{22} O_{11}$: Rohrzucker (Sacharose)
Melitose
Trehalose (Mycose) und andere.

III. Gruppe.
$C_6 H_{10} O_5$: Dextrin
Arabin, Bassorin
Glycogen
Amidon (Stärke)
Inulin (Lichenin, Paramylon)
Cellulose.

An die Glycosen schliesst sich das nicht gährungsfähige Sorbin und das Eucalin an. Kekulé, Lehrbuch der organischen Chemie. II. p. 330—331.

2) Payen, der um die physiologische Chemie hochverdiente Forscher, hatte schon 1840 eine sehr klare Vorstellung von der Bedeutung der Stärke als Baustoff der Zellhäute; Ann. des sc. nat. 1840. T. XIV. p. 84 sagt er: »Le princip immédiat constituant les membranes végétales, se rencontre sensiblement pur et faiblement agrégé dans l'amidon: là, en effet, son aggrégation semble provisoire, destiné seulement à le défendre contre les alterations spontanées«; und »L'amidon me semble donc être une sécrétion agrégée alimentaire, mise en reserve, bien plus tôt, qu'un véritable organe destiné à se reproduire directement.«

mittelbar vor seiner letzten Verwendung noch einmal eine tiefeingreifende chemische Veränderung erfahren sollte, eine Veränderung, die ihn auf alle Fälle von seinem Ziele nur entfernen könnte; daher wird es eine nahe liegende Annahme sein, dass die Stärkemolecüle, wenn sie sich im zellhautbildenden Protoplasma auflösen, ihre Stärkenatur (man könnte sagen ihre Zellstoffnatur) nur wenig ändern; dass die Auflösung im Protoplasma hier nur eine Disgregation der Molecüle bedeutet, die dann sofort auf der Aussenseite des Protoplasmas in einer neuen aber sehr ähnlichen Weise sich aggregiren. Man kann sich die Sache so vorstellen, als ob die im Zellsaft liegenden Stärkekörnchen eben nur in ihre kleinsten Theile zerfielen und quer durch den Protoplasmaschlauch hindurchdrängen, um sich ausserhalb desselben wieder zu vereinigen. An eine Neubildung der Cellulose aus den entfernten Bestandtheilen im Moment ihrer Ausscheidung aus dem Protoplasma hat man gewiss nicht zu denken, da diese Vorstellung in die so überaus einfachen und klaren Vorgänge, wie sie die oben geschilderten mikrochemischen Untersuchungen darlegen, eine unnöthige und überflüssige Verwickelung einführen würden.

Betrachten wir nun ferner die Glycose und den Rohrzucker in ihrer Eigenschaft als Nährstoffe der Zellhaut, so ist es nach den oben geschilderten Vorgängen nicht unwahrscheinlich, dass diese Stoffe gewöhnlich zunächst in Stärke sich umwandeln um dann erst, nachdem die Metamorphose diese letzte Stufe erstiegen hat, zur Zellstoffbildung in dem eben angedeuteten Sinne verwendet zu werden; können die Zuckerarten aber Stärkekörner bilden, so werden sie indessen wahrscheinlich auch ebenso leicht Zellstoff bilden können, wie es wohl in manchen Fällen, wo die Stärkebildung in der Pflanze überhaupt beschränkt oder ganz unterdrückt ist (Allium Cepa, Pilze, die nicht chlorophyllhaltigen Algen) vorkommen dürfte. Wie es bei den complicirt zusammengesetzten Verbindungen meist der Fall ist, so bietet auch hier die Chemie bis jetzt nur die Mittel zur künstlichen Herstellung der rückschreitenden, nicht aber der aufsteigenden Metamorphose: man kann leicht aus Zellstoff und Stärke Glycose, nicht aber aus dieser jene durch künstliche Mittel erzeugen, immerhin aber zeigt diese Möglichkeit, dass auch das Umgekehrte unter veränderten Bedingungen, wie sie in Zellen bestehen, möglich sei, und dies um so mehr, als in der Pflanze selbst beiderlei Metamorphosen vorkommen, in den Zellen wird nicht nur aus Zucker Stärke und Zellstoff, sondern umgekehrt auch aus Zellstoff oder Stärke Zucker gebildet. Eine ähnliche wechselseitige genetische Beziehung scheint zwischen Glycose und Rohrzucker zu bestehen; man kann den letzteren künstlich leicht in Glycose, nicht aber diese in jenen umwandeln, in der Pflanze geschieht wahrscheinlich beides zu verschiedenen Zeiten[1]; überhaupt scheint der Rohr-

1) Die Blattstiele der Runkelrübe, welche die Assimilationsproducte der Blätter in den kurzen Stamm hinab und durch diesen dem Gewebe der Wurzel zuführen, enthalten wenig Stärke und grosse Mengen von Glycose, die in dem Gewebe der Rübe angelangt sich in Rohrzucker umwandelt; an der fortwachsenden Knospe aber findet sich Stärke im Parenchym; wenn im nächsten Frühjahr der Rohrzucker zur Bildung der neuen Blätter verbraucht wird, so bildet sich in diesen Glycose und Stärke, offenbar auf Kosten des Rohrzuckers; beide verschwinden mit der Ausbildung der jungen Blätter wieder. — Nach Buignet (Journal de Chim. et de Pharm. Bd. 39. 81) ist in den saftigen Früchten anfangs Stärke, aus welcher sich Rohrzucker bildet, der seinerseits beim Reifen in Glycose übergeht. Er nimmt an, dass dabei ein stickstoffhaltiges Ferment in den lebenden Zellen mitwirkt.



zucker in seinem Vorkommen innerhalb der Pflanze weit mehr ein Stellvertreter der Stärke zu sein, und sein Verhalten zur Glycose scheint dem der Stärke zur Glycose in hohem Grade ähnlich; die Glycose tritt meist nur als ein Uebergangsproduct in der Zelle auf, der Rohrzucker aber als Reservestoff für längere oder kürzere Zeiträume, gleich der Stärke. — Das Inulin lässt sich mit ausserordentlicher Leichtigkeit in Glycose umwandeln, und dies geschieht bei der Keimung inulinhaltiger Knollen ebenfalls; aber bei der Ausbildung inulinhaltiger Knollen im Sommer und Herbst findet man neben dem schon abgelagerten Inulin auch noch Glycose bis zur Zeit der Reife, wo sie völlig verschwindet, und das Inulin allein für die Zeit der Winterruhe als Reservestoff übrig bleibt. Der Vorgang, wie ich ihn bei Dahlia verfolgte, macht durchaus den Eindruck, dass das Inulin aus der Glycose sich entwickelt, obgleich auch hier die Kunst den entsprechenden Vorgang noch nicht nachahmen kann. Das Inulin[1]) scheint wie der Rohrzucker in der Pflanze wesentlich nur eine Ruheform, eine Reserveform zu sein, (gleich der Stärke), die sobald der Stoffumsatz beginnt, sich in die bewegliche Glycose umwandelt. — Zellhaut, Stärke, Rohrzucker, Inulin können sämmtlich durch künstliche Mittel ausserhalb der Pflanze in Glycose übergeführt werden, dies geschieht auch innerhalb der Zellen, aber die mikrochemische Verfolgung der Gewebebildung verlangt auch die Annahme, dass sich aus Glycose Stärke, Rohrzucker, Inulin und selbst Zellhaut bilden könne, und wenn dies künstlich nicht nachgeahmt werden kann, so ist dies nur ein Beweis für die Schwäche der Kunst, nicht aber für die Unmöglichkeit der genannten Metamorphosen.

Unerwarteter als die Annahme der eben genannten Metamorphosen erscheint vielleicht die Ansicht, dass die Fette innerhalb der Pflanze in einer so nahen genetischen Beziehung zu den Kohlehydraten und zuletzt mittelbar zum Zellstoff stehen, wie dies oben auf Grund der mikrochemischen Entwickelungsgeschichte angenommen wurde. Die Keimung fetthaltiger Samen drängt zu der Annahme, dass sich aus den Fetten Glycose und Stärke entwickelt[2]), welche ihrerseits sofort zur Zellhautbildung verwendet werden, ebenso fordert das Verhalten der Stoffe bei der Reife ölhaltiger Samen und Früchte die Annahme, dass umgekehrt aus Stärke und Glycose schliesslich fette Oele erzeugt werden; das Fett spielt im Haushalt der Pflanze eine ähnliche Rolle, wie das Inulin und der Rohrzucker, es ist wesentlich eine Ruhe- oder Reserveform der Assimilationsproducte, und sobald die Stoffbewegung beginnt oder solange sie dauert, tritt Glycose an ihre Stelle, die ihrerseits transitorisch Stärke bildet, ja es erscheint die Annahme nicht ganz ungerechtfertigt, dass Stärke ohne Zwischenkunft der Glycose in Fett sich umwandeln könne, und anderseits zeigen die in einem spätern Paragraphen zu betrachtenden Degradationen der Zellhaut, dass wahrscheinlich selbst Cellulose sich in Fett oder fettähnliche Verbindungen umwandeln kann. Alle diese durch

---

1) Ueber die chemischen und physikalischen Eigenschaften des Inulins, über welches bis dahin zahlreiche Irrthümer verbreitet waren, siehe: J. Sachs: »Ueber die Sphärokrystalle des Inulins und dessen mikroskopische Nachweisung in den Zellen« in Bot. Zeitg. 1864. p. 77 ff.

2) Die Entstehung der Fette aus Stärke wurde zuerst von H. v. Mohl angenommen (Die vegetabilische Zelle p. 250); die Bildung der Stärke bei der Keimung fetthaltiger (stärkefreier) Samen zuerst von mir beobachtet (Bot. Zeitg. 1859. p. 177); ich habe auch zuerst auf die Stärkebildung bei dem Austreiben der rohrzuckerhaltigen Runkelrüben und der inulinhaltigen Knollen aufmerksam gemacht (Jahrbücher f. wiss. Bot. III. p. 219 u. 220).

die Entwickelungsgeschichte nahe gelegten, ja geforderten Annahmen, würden vielleicht sehr einleuchtend erscheinen, wenn wir für die Kohlehydrate ebenso rationelle Formeln und eine ebenso tiefe Einsicht in ihre Bildungsweise besässen, wie für die Fettkörper. Es ist keine Erklärung, sondern eine blosse Wiederholung der zu erklärenden Thatsache, wenn man hier auf die Entstehung von Fettkörpern aus Kohlehydraten mittels der Gährung hinweiset[1]; denn hier treten offenbar abermals vegetative Kräfte, die der Gährungspilze, als Ursachen auf, und eben diese sollte die Erklärung zerlegen. Ja man darf sagen, dass die Entstehung von Buttersäure oder von Glycerin aus Zucker durch Gährung ein weit complicirteres Problem darbietet, als die Bildung von Fetten aus Zucker im reifenden Samen; denn hier im letzten Falle finden wir das Product, das Fett nämlich, in denselben Zellen, in denen der Zucker oder die Stärke verschwand, wieder, bei jenen Gährungsvorgängen aber finden wir die Fettkörper ebenso ausserhalb der die Kräfte liefernden Pilzzelle, wie die ursprüngliche Zuckerlösung selbst; hier wird noch die weitere Frage nöthig, ob die Zuckermolecüle erst in den Pilz eindringen mussten, um daselbst in Fettkörper verwandelt zu werden, und ob dann die letzteren wieder aus der Zelle in die umspülende Flüssigkeit übertreten, oder ob (was sehr unwahrscheinlich) die Umwandlung ausserhalb des vegetirenden Pilzes in der umspülenden Lösung selbst geschieht. Die Bildung von Fettkörpern durch Gährung kann also keineswegs zur Aufklärung der Vorgänge in höheren Pflanzen beitragen. Ebenso wenig wird die Entstehung von Zucker aus Fettkörpern aufgeklärt durch die Beobachtung Berthelot's, dass Glycerin durch eine besondere Art von Gährung eine Zuckerart liefert[2]. — Was sich nun von Seiten der theoretischen Chemie über die genetische Beziehung der Kohlehydrate und Fettkörper sagen lässt, scheint in den wenigen und noch ziemlich unbestimmten Worten Kekulé's[3]: »Jedenfalls zeigen alle bis jetzt studirten Zersetzungen der Kohlehydrate, dass in ihnen die Kohlenstoffatome in derselben Weise an einander gelagert angenommen werden müssen, als in den in der Classe der Fettkörper beschriebenen Substanzen«, enthalten zu sein.

So wenig, wie alle in der Pflanze enthaltene Stärke, Zucker, Inulin, Fette ausschliesslich zur Zellstoffbildung verwendet werden, ebenso wenig darf man behaupten, dass ausser jenen Stoffen nicht noch andere Verbindungen gelegentlich das Material zur Zellhautbildung liefern könnten. Wir haben hierbei zunächst an den Mannit, die Glycoside und Gerbstoffe zu denken, deren Beziehungen zur Gewebeentwickelung aber noch nicht oder ungenügend, deren chemische Constitution und Genesis zum Theil noch weniger als die der Kohlehydrate erkannt sind; man bewegt sich daher bezüglich dieser Stoffe auf einem unsicheren Boden.

Der Mannit interessirt uns zunächst wegen seines häufigen Vorkommens bei Pilzen und (chlorophyllfreien?) Algen, bei denen er vielleicht eine ähnliche Rolle spielt wie der Rohr-

1) Die Versuche von Pasteur haben gezeigt, dass bei der Alkoholgährung ausser Alkohol und Kohlensäure auch 0,6—0,7 Proc. der angewandten Glycose Bernsteinsäure; 3,2—3,6 Proc. Glycerin entstehen, und dass ausser der Cellulose des Hefepilzes auch Fett (zusammen 1,2—1,5 Proc.) gebildet wird. Kekulé, Lehrbuch der organischen Chemie. II. 343. Ferner ebenda II. 345: Berthelot hat gefunden, dass Gummi und Amidon, ebenso das Sorbin (auch Mannit, Dulcit, Glycerin) bei länger dauernder Berührung mit Kreide und Käse (40° C.) in eine langsame Gährung übergehen, die Milchsäure, Buttersäure und Alkohol liefert.

2) Kekulé, Lehrb. d. organ. Chemie. II. 335.

3) Kekulé, ibidem II. p. 330. Die ätherartigen Verbindungen der Kohlehydrate sind für ihren genetischen Zusammenhang mit den Fetten ebenfalls von Interesse, worüber Kekulé, a. a. O. II. 351.



zucker oder das Inulin, vielleicht aber auch als Degradationsproduct der Cellulose auftritt, was indessen blosse Vermuthungen sind. Aus einer analytischen Arbeit de Luca's[1]) scheint hervorzugehen, dass der Mannit im Olivenbaum ungefähr dieselbe physiologische Rolle spielt, wie sie für Stärke und Glycose bei anderen Pflanzen bekannt ist. Der Mannit findet sich nach ihm in den Blättern des Olivenbaums, so lange sie noch unentwickelt sind, nur in geringer Menge, vermehrt sich aber mit fortschreitendem Wachsthum derselben und vermindert sich während der Blüthezeit, und wenn die Blätter anfangen, ihre grüne Färbung zu verlieren; in gelben und abgefallenen Blättern ist er völlig verschwunden. Der Mannit findet sich auch in grosser Menge in den Blüthen des Olivenbaums, aus den nach der Befruchtung abgefallenen aber ist er völlig verschwunden; dagegen enthalten ihn die jungen Früchte in grosser Menge; so lange sie grün sind, enthalten sie immer Mannit, später vermindert er sich, und wenn die Früchte mit der Reife ihre grüne Färbung verlieren, so ist er völlig verschwunden. »So verschwindet diese Materie, die sich in allen Theilen des Olivenbaums findet, den Wurzeln, der Rinde, dem Holz, grossen und kleinen Zweigen, und in grösster Menge in den Blättern, Blüthen und Früchten, vollständig in den reifen Früchten, die ein Maximum von Oel enthalten.« Physiologisch wichtig ist die genetische Beziehung des Mannits einerseits zu den Kohlehydraten, anderseits zu den Fettkörpern: Er entsteht[2]) bei manchen Gährungen des Rohrzuckers und anderer Zuckerarten, namentlich bei der sog. schleimigen Gährung, der Buttersäuregährung. »Einzelne Zuckerarten, z. B. der durch verdünnte Säuren umgewandelte Rohrzucker, liefern bei Einwirkung von Natriumamalgam, durch directe Addition von Wasserstoff, Mannit (Linnemann).« Anderseits liefert der Mannit Fettsäuren: wochenlang mit Kreide und Käse zusammengelassen, gährt er, und es entwickelt sich neben Kohlensäure und Wasserstoff: Essigsäure, Buttersäure, Milchsäure, Alkohol. Mit Hodengewebe geht er in eine Gährung über, die eine geringe Menge gährungsfähigen Zuckers liefert (Kekulé, a. a. O. II. 229); beim Schmelzen mit Kalihydrat liefert er ameisen-, essigsaures, propionsaures Salz, mit Kalk destillirt liefert er wahrscheinlich Aceton und Metaceton[3]).

Die Glycoside sind in ihrer Beziehung zur Entwickelung der Gewebe noch nicht (mikrochemisch) untersucht, es fehlt daher an jeder Handhabe zur Beurtheilung der Rolle, die sie bei dem Aufbau der Organe übernehmen; dass der aus ihnen leicht darstellbare Zucker (Glycose) in der Pflanze frei werden könne, wie bei künstlicher Behandlung, ist möglich, ob er es wirklich thut, ungewiss; wenn aber die Glycoside die Entstehung von Glycose vermitteln sollten, so wäre wohl anzunehmen, dass diese dann gleich anderen Kohlehydraten auch zur Zellhautbildung benutzt werden könnte. Den Glycosiden die Vermittlerrolle für die Entstehung aller Kohlehydrate überhaupt zu übertragen, wie es Rochleder andeutet[4]), scheint doch zu gewagt gegenüber der Thatsache, dass im Chlorophyll der Blätter so grosse Massen von Stärke entstehen, von der man mit Wahrscheinlichkeit annehmen darf, dass sie mit dem Assimilationsprocess unmittelbar zusammenhängt; wenigstens dürfte man, wenn jene Ansicht sich bewähren sollte, erwarten, dass gerade in den chlorophyllhaltigen Assimilationsorganen Glycoside in Masse anzutreffen wären, statt dessen finden sie sich aber, wie es wenigstens scheint, vorzugsweise in den Reservestoffbehältern oder in den Theilen, die sich auf deren Kosten ernähren, so das Salicin und Populin in den Weiden- und Pappelrinden, das Phloridzin in der Wurzelrinde der Pyrusarten, das Amygdalin sogar in den Samen, das Convolvulin (Rhodeoretin) in den Wurzeln von Convolvulus Schiedeanus;

---

1) Recherches sur la formation de la matière grasse dans les olives par S. de Luca, in Comptes rendus 1862. p. 506 (Septbr.).

2) Kekulé, Lehrb. d. organ. Chemie. II. p. 228—229.

3) Formel des Mannits nach Kekulé, a. a. O. p. 227:

$$\text{Є}_6 H_{14} \Theta_6 = \left.\begin{matrix}\text{Є}_6 H_8 \\ H_6\end{matrix}\right\} \Theta_6 .$$

4) Rochleder, Phytochemie. 1854. p. 328.

das Solanin, bekanntlich nach Zwenger ebenfalls ein Glycosid, entwickelt sich in den Beeren und Keimtrieben der Kartoffel, also in Geweben, die sicherlich nicht geeignet sind, als die Organe der ersten Erzeugung von Kohlehydraten betrachtet zu werden. Dasselbe gilt von dem Galläpfelgerbstoff, wenigstens insofern er sich schon während der Keimung wesentlich vermehrt, und gerade in den Gallen sich massenhaft ansammelt; ebenso findet sich die Ruberythrinsäure in den Rhizomen der Rubia tinctorum, also in den Reservestoffbehältern. Stoffe, welche in den Reservestoffbehältern abgelagert werden, oder solche, die sich gar erst bei der Keimung, überhaupt bei der Organbildung auf Kosten reservirter Stoffe bilden, kann man doch wohl nicht als solche betrachten, welche der aufsteigenden Stoffmetamorphose angehören, wenigstens können sie keine so umfassende Rolle spielen, wie man anzunehmen scheint. Wenn alle Kohlehydrate ihre Entstehung den Glycosiden verdankten, wenn ohne vorhergehende Bildung eines Glycosids ein Kohlehydrat sich nicht bilden könnte, dann müsste die Vertheilung der Stoffe in der Pflanze doch wohl eine andere sein; dann dürfte man erwarten, dass sich die Glycoside in den grünen Blättern, den Assimilationsorganen, allgemein fänden, dass ihre Masse aber abnähme in den Ablagerungsorten, dass sie endlich bei der Keimung oder ähnlichen Ernährungsvorgängen gar nicht zum Vorschein kämen. Wenn im Knollen der Kartoffel die Stärke als Baumaterial der Zellhäute der Keimtriebe abgelagert wird, so scheint es unbegreiflich, warum ein Glycosid bei der Keimung derselben entstehen sollte, wenn die Aufgabe der Letzteren darin bestände, Kohlehydrate zu erzeugen; was das Glycosid erzeugen soll, ist ja in Hülle und Fülle schon da, und wahrscheinlich entsteht das Glycosid in diesem Falle erst auf Kosten eines Theils der abgelagerten Kohlehydrate[1]).

Die verschiedenen Gerbstoffe, in ihren Eigenschaften noch wenig gekannt, dürften wohl, je nach ihrer specifischen Natur, sehr verschiedene Beziehungen zur Gewebebildung haben: ihre überaus grosse Verbreitung im Pflanzenreich und die Massenhaftigkeit, womit sie in vielen Orten auftreten, sichern diesen Stoffen jedenfalls eine wichtige physiologische Rolle zu, die aber keineswegs bei allen dieselbe zu sein braucht. — Wenn, wie ich gezeigt habe[2]), bei der Keimung solcher Samen, welche keine Gerbstoffe im Endosperm oder Embryo enthalten, wie bei Phaseolus, Pisum (vielleicht allen Leguminosen), Helianthus annuus, Prunus, Amygdalus, Pinus, Phoenix u. v. a., schon mit der ersten Regung der Gewebebildung sich Gerbstoffe in mehr oder minder grosser Menge einstellen, und zwar gerade in denjenigen Partien, deren Entwickelung eben beginnt, wenn man ferner beobachtet, wie diese Gerbstoffe in den betreffenden Zellen bis zum Ende der Keimung und darüber hinaus liegen bleiben, während die Kohlehydrate verschwinden, wenn man ein ähnliches Verhalten dieser Stoffe bei der Entfaltung der Knospentheile wahrnimmt, so ist es wenig wahrscheinlich, dass sie sich an der Gewebebildung in einem ähnlichen Sinne betheiligen sollten, wie die Zuckerarten, Stärke, Inulin und Fette. Zumal da, wo sie nur in einzelnen Parenchymzellen (Ricinus) oder in vereinzelten Zellenzügen (Phaseolus) auftreten, macht ihr Verhalten einen ähnlichen Eindruck wie das der ätherischen Oele und Harze; bei den Keimen von Pinus Pinea sind in der That diejenigen Zellenstränge der Rinde, die später Harz führen, anfangs mit Gerbstoff erfüllt; gleich diesen kohlenstoffreichen Verbindungen scheinen auch die in solcher Art auftretenden Gerbstoffe blosse Nebenproducte, oder auch Degradationsproducte zu sein, die einmal er-

1) Die sehr anregenden Bemerkungen Rochleder's über Glycoside und verschiedene werthvolle Thatsachen betreffs derselben s. Phytochemie 1854. p. 327 und Chemie u. Physiol. der Pflanzen 1858. p. 111 ff.

2) Näheres über Entstehung und Vertheilung der Gerbstoffe bei der Keimung der Samen findet sich in folgenden Abhandlungen von J. Sachs: Ueber das Auftreten der Stärke bei der Keimung ölhaltiger Samen, (Bot. Zeitg. 1859. p. 177 ff.); über einige neue mikroskopisch chemische Reactionsmethoden (Sitzungsber. der kais. Akad. der Wiss. Wien 1859. Bd. 36); Keimung der Schminkbohne (ibid. Bd. 37. 1859); Zur Keimungsgeschichte der Dattel (Bot. Zeitg. 1862. p. 241 ff.).



zeugt, unbetheiligt am Stoffwechsel und an der Gewebebildung als Excremente in bestimmten Zellen liegen bleiben. Bei der Keimung mancher Samen, wie derer der Gramineen und von Allium Cepa, scheinen Gerbstoffe gar nicht oder doch nur in so geringen Mengen aufzutreten, dass sie mikroskopisch nicht nachweisbar sind. In anderen Fällen, wie bei der Eichel, Kastanie, enthält schon der ruhende Embryo enorme Quanta von Gerbstoff, die sich aber bei der Keimung noch zu vermehren scheinen, statt sich zu vermindern, was der Fall sein müsste, wenn sie, gleich den Kohlehydraten, irgend wie als Baumaterial bei der Gewebebildung sich betheiligten. Ich lege auf diese Thatsachen deshalb Werth, weil Wigand (Bot. Zeitg. 1862. p. 122) die Ansicht ausspricht, dass »der Gerbstoff einen wesentlichen Factor im chemischen Process des Pflanzenlebens bildet, und zwar physiologisch als ein Glied in der Reihe der Kohlenhydrate — zu betrachten ist«; die nur ganz allgemein, ohne genaue Beschreibung von einzelnen Beispielen angegebenen Beobachtungen, auf welche Wigand diese Ansicht stützt, sind derselben aber zum Theil nicht günstig, zum Theil haben sie gar keine Beziehung dazu, und endlich sind einzelne dieser Angaben entschieden unrichtig (der Satz 7 a. a. O.). Dagegen scheint mir Wigand's Ansicht, wonach die Gerbstoffe in näherer Beziehung zur Bildung gewisser blauen und rothen Farbstoffe stehen, besser begründet (a. a. O. p. 123 ff.). — Um zu einer besseren Einsicht in die physiologische Bedeutung der Gerbstoffe zu gelangen, wird es zunächst nöthig sein, deren genetische Beziehungen zu anderen Pflanzenstoffen genauer zu erforschen, was man den Chemikern überlassen muss; erst dann darf man hoffen, das Auftreten und Verschwinden, die Vertheilung derselben in den Geweben richtig deuten zu können, Eines ohne das Andere dürfte nur wenig Erfolg für die Physiologie haben. Ueber die Vertheilung der Gerbstoffe im Gewebe zahlreicher Pflanzen, aber ohne die genügende Rücksicht auf die Alters- und Entwickelungszustände der Gewebe, haben Sanio (Bot. Zeitg. 1863. Nr. 3) und Trécul (Comptes rendus 1865. LX. 225) ein reiches Beobachtungsmaterial veröffentlicht, dessen physiologische Verwerthung noch auf einen Bearbeiter wartet[1]).

Nach dem Allen bleibt es also ganz ungewiss, ob die Glycoside und Gerbstoffe an der Bildung der Cellulose sich irgendwie, (natürlich immer nur mittelbar) betheiligen; bei dem Mannit wäre eine nur geringe chemische Umänderung, bei den Glycosiden und Gerbstoffen eine Spaltung des Moleculs nöthig[2]), um ein Kohlehydrat zu ergeben, welches seinerseits von dem Protoplasma aufgenommen und in zellhautbildende Molecüle umgewandelt werden könnte. Es dürfte überraschen, dass ich in diesem Paragraphen der Gummiarten und des Pectins nicht erwähnte; es geschah deshalb, weil ich dieselben, soweit ihre genetischen Beziehungen einigermaassen bekannt sind, für Degradationsproducte der Zellhaut halte, die also nichts mit der Bildung von neuem Zellstoff, sondern mit dessen Zerstörung zu thun haben (s. § 99).

§ 98. Analytische Belege. Einige im vorigen Paragraphen ausgesprochene Sätze finden ihre Begründung in analytisch chemischen Arbeiten über den Keimungsprocess, die hier nachträglich eine eingehendere Darstellung, als es dort ohne störende Unterbrechung möglich gewesen wäre, finden sollen. Wenn derartige analytische Untersuchungen die unschätzbaren Vortheile quantitativer Bestimmungen bieten, so leiden sie dagegen an dem grossen Fehler, die wahre

1) Nach Hartig sollen die Gerbstoffe häufig in Form von Körnern in den Zellen enthalten sein (»das Gerbmehl«: Bot. Zeitg. 1865. Nr. 7). Ueber die Beziehungen zur Gewebebildung oder zu anderen Stoffen ist auch aus dieser, in Hartig's gewohnter Redeweise geschriebenen Abhandlung nichts zu entnehmen.

2) So glaubt Buignet, dass ein Theil der Glycose in reifen Früchten durch Spaltung des in den unreifen vorhandenen Gerbstoffs entstehe, was indessen noch des Beweises entbehrt (Journal de Chim. et de Pharm. Bd. 39. p. 81 ff.).



räumliche Lagerung der aufgefundenen Stoffe und ihr zeitliches Verhalten in den Geweben nur sehr unbestimmt angeben zu können; der Chemiker braucht für seine Bestimmungen namhafte Quantitäten des zu untersuchenden Materials, dessen Gewinnung um so schwieriger wird, je mehr man einzelne Gewebestücke von bestimmtem physiologischem Charakter zu erlangen sucht; und für viele Fragen, welche die mikroskopische Behandlung in ihrer Weise und mit ihren Mitteln leicht zu lösen im Stande ist, fehlt es dem Analytiker an der Möglichkeit der Herbeischaffung des Materials: es erscheint geradezu unmöglich, die für quantitative Analysen nöthigen Quantitäten von Wurzelhauben, von Vegetationskegeln mit ihren jüngsten Blättern, oder selbst von Parenchym ohne Gefässbündel aus Blättern und jungen Internodien herzustellen; es ist unmöglich, die durch ihren Inhalt verschiedenen Zellen eines Gewebes für die Analyse zu isoliren. Der Chemiker ist daher gezwungen, grössere Stücke der Pflanze zu untersuchen, die ihrerseits sehr verschiedene Gewebe und die ihnen entsprechenden Stoffe enthalten, die daher im analytischen Resultat zusammen auftreten, obgleich sie innerhalb der lebenden Pflanze vielleicht keinen räumlichen oder zeitlichen, daher wahrscheinlich auch keinen genetischen Zusammenhang haben. Daher haben die quantitativen Bestimmungen in derartigen Fällen nur für bestimmte Fragen einen Werth und müssen nach den Ergebnissen der mikrochemischen Untersuchungen derselben Objecte gedeutet werden, nur da, wo eine gewissermaassen statistische Behandlung der inneren Vorgänge, ohne Rücksicht auf die einzelnen Gewebe im Stande ist, gewisse Fragen des Stoffwechsels zu lösen, ist die Analyse allein maassgebend.

In diesem Sinne ist eine der neuesten Arbeiten Boussingault's[1]) werthvoll: sie zeigt, wie während der Vermehrung des Zellstoffs bei der Keimung das Amylum in einer bei weitem grösseren Quantität verschwindet, weil zugleich ein grosser Theil desselben durch den Athmungsvorgang in Kohlensäure und Wasser zerlegt wird, und gleichzeitig unbestimmte Verbindungen entstehen; dass dies auf Kosten der Stärke geschieht, folgt aus dem Umstand, dass weder die Eiweissstoffe, noch die geringe Menge sonstiger, unbekannter Verbindungen des Samens eine Verminderung bei der Keimung erfahren. Boussingault's Versuch ist noch insofern lehrreich, als die keimenden Pflanzen verhindert waren Mineralstoffe aufzunehmen, und als dieselben im Finstern sich entwickelnd, keine neuen kohlenstoffhaltigen Verbindungen assimiliren konnten; die analytischen Ergebnisse repräsentiren daher den Stoffwechsel in seiner Beziehung zur Organbildung in reinster Form.

Am 5. Juli wurden 22 Maiskörner in Bimstein gelegt, den man mit reinem Wasser befeuchtete; sie keimten und entwickelten sich im Finstern bis zum 25. Juli; die frischen Körner wogen 9,838 Gramm, die frischen daraus hervorgegangenen Pflanzen 73,26 Gramm, trotzdem war nahe die Hälfte der organischen Substanz verloren gegangen.

1) Comptes rendus 1864. Bd. 58. p. 917.



Gewichte in Grammen:

Mais	Trocken-substanz bei 110°C.	Amylum und Dextrin (?)	Glycose (und Zucker?)	Oel	Cellulose	Stickstoff-haltige Substanz	Asche	Unbestimmte Substanz
Körner . . .	8,636	6,386	0,000	0,463	0,516	0,880	0,156	0,236
Keimpflanzen	4,529	0,777	0,953	0,150	1,316	0,880	0,156	0,397
Differenz . .	−4,107	−5,609	+0,953	−0,313	+0,800	0,000	0,000	+0,161

Die Zellstoffmasse hat sich, wie man sieht, nicht ganz verdreifacht; ein Resultat, welches sich wesentlich günstiger stellen würde, wenn bei der Analyse nur die Zellhäute des Embryos (ohne Endosperm und Samenschale) und später die der Keimpflanze (wieder ohne Endosperm und Schale) berücksichtigt worden wären; die absolute Zunahme an Zellstoff von 0,8 würde dann gewiss ein weit höheres Multiplum des ursprünglichen Zellstoffgehalts des Embryos, auf den es hier allein ankommt, darstellen. Boussingault, der sich sonderbarerweise über die Zunahme des Zellstoffs bei der Keimung im Finstern wundert, fügt hinzu, dass er dieses Resultat (wie natürlich) auch bei Bohnen erhalten habe, so dass es »unter solchen Umständen gewiss wahrscheinlich sei, dass ein Theil des Amylums zur Organisation der Cellulose verwendet wurde.«

Eine vielseitige, den physiologischen Anforderungen Rechnung tragende analytische Arbeit über die Keimung der Kürbissamen verdankt man Dr. Ed. Peters[1]). Er liess die Samen in Sägespähnen keimen um die Wurzeln später leichter reinigen zu können, und untersuchte sie dann in drei Entwickelungsstadien; nämlich:

I. nachdem die Hauptwurzel 2—4 Cm. Länge erreicht, aber noch keine Nebenwurzeln gebildet hatte; das hypocotyle Glied war noch sehr kurz, die Cotyledonen noch in der Samenschale;

II. als die ersten 5—6 Nebenwurzeln 2—3 Cm. lang waren, das hypocotyle Glied sich zu strecken begann, die Cotyledonen an der Basis anfingen grün zu werden;

III. als die Cotyledonen ausgebreitet, sehr gross und grün, das Keimwurzelsystem ganz entwickelt, das hypocotyle Glied gestreckt war, und das erste Laubblatt sich zu entfalten begann.

Die letzte Entwickelungsperiode fand also unter dem Einfluss des Lichts statt; doch darf man annehmen, dass die eben erst ausgebildeten laubartigen Cotyledonen noch nicht Zeit gefunden hatten, durch ihre Assimilationsthätigkeit eine namhafte Quantität neuer, nicht aus dem Samen stammender Stoffe zu bilden. Die Wurzeln nahmen aus den Sägespähnen eine geringe Menge von Aschenbestandtheilen auf.

Um das klare Bild, welches man durch diese schöne und sauber dargestellte Untersuchung von der Keimung eines ölhaltigen Samens gewinnt, nicht zu verwischen, ist es nöthig, hier die sämmtlichen von Peters gewonnenen Zahlen aufzunehmen.

1) Ed. Peters, »Zur Keimungsgeschichte des Kürbissamens« in »Die Landwirthschaftlichen Versuchsstationen.« Heft 7. p. 1. 1861.



Tabelle der procentischen Zusammensetzung des ruhenden[1]) und sich entwickelnden Keimes von Cucurbita Pepo, nach Ed. Peters.

Bestandtheile	ruhender Keim	I. Keimungsperiode.			II. Keimungsperiode.			III. Keimungsperiode.		
		Cotyledonen	hypocotyles Glied	Wurzel	Cotyl.	hypocotyles Glied	Wurzel	Cotyl.	hypocotyles Glied	Wurzel
Oel	49,51	40,48	6,36	4,83	26,40	3,93	3,10	7,20	2,68	2,83
Zucker . .	Spur	0,84	6,64	8,86	3,42	5,84	6,96	6,40	6,84	2,74
Gummi . .	Spur	0,82	2,23	2,16	1,22	2,10	3,28	2,94	2,88	2,29
Stärke . . .	0	3,10	5,60	3,80	7,00	7,62	8,21	3,28	2,92	2,12
Zellstoff . .	3,02	2,79	8,77	12,05	3,50	10,13	16,42	7,80	12,40	17,92
Eiweissstoffe	39,88	39,88	39,50	40,26	40,26	39,88	38,87	43,93	43,17	43,87
Asche . . .	5,10	4,80	9,99	8,08	5.36	10,75	8,20	7,75	11,06	9,20
unbest. Stoffe	2,49	7,29	20,91	19,96	12,84	19,75	14,96	20,70	18,05	19,03
	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00

Während der ersten Keimungsperiode betrug der Verlust
an organischer Substanz . . = 0,43 Proc.
während der zweiten Periode = 11,20 »
» » dritten » = 21,80 »
vom Gewicht des ruhenden Keims[2]). Mit Zugrundelegung dieser Zahlen berechnet sich folgende Tabelle.

Tabelle für die absoluten Gewichte von je 1000 Keimen und Keimpflanzen nach Ed. Peters.

Bestandtheile	ruhender Keim	I. Keimungsperiode.			II. Keimungsperiode.			III. Keimungsperiode.		
		Cotyledonen	hypocotyles Glied	Wurzel	Cotyledonen	hypocotyles Glied	Wurzel	Cotyledonen	hypocotyles Glied	Wurzel
Oel	136,65	102,25	0,77	0,49	55,18	0,63	0,62	11,39	0,72	0,87
Zucker . .	Spur	2,12	0,80	0,89	7,15	0,94	1,39	10,12	1,84	0,84
Gummi . .	Spur	2,07	0,27	0,22	2,55	0,34	0,66	4,65	0,77	0,71
Stärke . . .	0	7,83	0,68	0,38	14,63	1,23	1,64	5,19	0,79	0,65
Zellstoff . .	8,34	7,05	1.06	1,22	7,32	1,63	3,28	12,34	3,34	5,52
Eiweissstoffe	110,07	100,73	4,80	4,07	84,14	6,42	7,77	69,50	11,61	13,51
Asche . . .	14,08	12,12	1,20	0,82	11,20	1,73	1,64	12,25	2,98	2,83
unbest. Stoffe	6,86	18,43	2,52	2,01	26,83	3,18	3,00	32,76	4,85	5,87
Gesammtgew.	276,00	252,60	12,10	10,10	209,00	16,10	20,00	158,20	26,90	30,80

Ich werde noch später, bei unseren Betrachtungen über die Wanderung der Stoffe durch die Gewebe Gebrauch von diesen Zahlen machen, hier soll nur auf die Vermehrung des Zellstoffs hingewiesen werden: während der ersten Periode

1) Es wurden die Samen vor der Keimung geschält, also nur der ruhende Keim selbst analysirt; ebenso bei den Keimpflanzen die Samenschale ausgeschlossen.

2) Bei langsamer Keimung unter dem Einfluss niederer Temperatur waren die Substanzverluste grösser, als bei schnellem Verlauf des Wachsthums.

enthält die Wurzel 1,22, in der zweiten Periode 3,28, in der dritten 5,52 Zellstoff; trotzdem wird in ihrem Gewebe der Gehalt an Oel, Zucker, Gummi, Stärke nicht vermindert, sondern noch gesteigert, offenbar weil der Zufluss dieser Stoffe aus den Cotyledonen schneller stattfindet, als ihr Verbrauch. Der Stärkegehalt der Wurzel steigt von 0,38 erst auf 1,64 und fällt dann auf 0,65 hinab; d. h. in der zweiten Periode bildet sich auf Kosten der aus den Cotyledonen zugeflossenen Stoffe die zum Wachsthum nöthige Stärke im Wurzelgewebe schneller, als sie verbraucht wurde, dann aber wurde der Verbrauch schneller. Im hypocotylen Gliede steigt der Zellstoffgehalt von 1,06 auf 1,63 und endlich auf 3,34; die Stärke im hypocotylen Glied steigt von 0,68 auf 1,23 und fällt dann auf 0,79, d. h. in der zweiten Periode, wo das Wachsthum der Zellwände noch langsam ist, füllen sich die Zellen einstweilen mit Stärke, die jetzt noch langsam verbraucht wird, dann beginnt das schnelle Wachsthum der Zellwände und nun sinkt der Stärkegehalt, der Verbrauch der Stärke wird schneller als ihre Neubildung; der Zucker aber zeigt in den drei Perioden eine beständige Zunahme, er bildet sich auf Kosten des Oels der Cotyledonen und fliesst dem hypocotylen Gliede schneller zu, als er zur Stärke- und Zellstoffbildung verbraucht wird; der Oelgehalt des hypocotylen Glieds bleibt sich fast gleich, sein Zufluss aus den Cotyledonen scheint beständig etwas rascher als sein Verbrauch zur Bildung von Zucker, Dextrin, Stärke und schliesslich Zellstoff. — In den Cotyledonen, die anfangs nur sehr unbedeutend wachsen, steigt auch der Zellstoffgehalt nur von 7,05 auf 7,32, dann aber schnell auf 12,34; der Stärkegehalt steigert sich während des langsamen Wachsthums anfangs von 7,83 auf 14,63, weil die Stärke jetzt noch langsamer verbraucht als gebildet wird, dann aber sinkt sie auf 5,19 hinab, weil sie nun bei dem schnellen Wachsthum der Zellwände schneller verbraucht als erzeugt wird; der Zucker aber mehrt sich beständig, weil er schneller gebildet, als zur Bildung von Stärke und Zellstoff verbraucht wird; das Oel der Cotyledonen sinkt von 102,25 auf 55,18 und endlich auf 11,39 hinab, weil es beständig verbraucht wird, und ein Zufluss oder Neubildung hier nicht stattfindet.

Eine Uebersicht des Gesammtstoffwechsels der Keimpflanzen, ohne Rücksicht auf die einzelnen Theile liefert die folgende Tabelle, und diese gewährt aus den oben genannten Gründen die beste Einsicht.

1000 Keime von Cucurbita Pepo nach Ed. Peters.

Bestandtheile	Ruhender Keim	Keimpflanzen der		
		I. Periode	II. Periode	III. Periode.
Oel	106,65	103,51	56,43	12,98
Zucker . . .	Spur	3,81	9,48	12,80
Gummi . . .	Spur	2,56	3,55	6,13
Stärke . . .	0	8,89	17,50	6,63
Zellstoff . .	8,34	9,33	12,23	21,20
Eiweissstoffe .	110,07	109,60	98,33	94,62
Asche . . .	14,08	14,14	14,57	18,06
unbest. Stoffe	6,86	22,96	33,01	43,48
Gesammtgewicht	276,00	274,80	245,10	215,90

In den beiden ersten Perioden steigt der Stärkegehalt von 0 auf 8,89 und 17,50, um dann auf 6,63 zu sinken, während der Zellstoff anfangs nur von 8,34 auf 9,33 und 12,23 steigt, dann aber auf 21,2 sich erhebt; der Gesammtzuckergehalt nimmt beständig zu, weil er immerfort schneller gebildet als verbraucht wird; das Oel, auf welchem aller Stoffaufwand bestritten wird, nimmt natürlich beständig ab.

Das Verhalten des Gummis, welcher nach der Darstellungsweise von Peters als Dextrin zu betrachten wäre, lässt sich nicht recht begreifen, wenn man es in der That für Dextrin hält, dagegen scheint seine beständige Zunahme in den einzelnen Organen sowohl als im Ganzen begreiflich, wenn man es für einen echten Gummi anspricht, der als Degradationsproduct (von Zellhäuten?) beständig zunehmen muss; wenn er einmal gebildet wird, weil er als solcher keine weitere Verwendung findet (s. folgenden Paragraphen).

Die nicht unbeträchtliche Abnahme der Eiweissstoffe während der Keimung, darf nicht mit der Zunahme an Zellstoff und anderen Verbindungen in Zusammenhang gebracht werden; sie rührt wahrscheinlich davon her, dass bei dem Ausnehmen der Keimpflanzen zahlreiche Wurzelspitzen und unzählige Wurzelhaare, die mit den Sägespähnen verwachsen waren, abgebrochen und abgerissen wurden, zumal das letztere ist gewiss, weil unvermeidlich; es wird auch dadurch bestätigt, dass dieser Verlust um so mehr zunimmt, je älter die Wurzeln werden, d. h. je mehr sie sich verzweigen und je mehr sie mit der Umgebung verwachsen. Diese Verluste müssen aber einen verhältnissmässig grossen Ausfall an Eiweissstoffen bedingen, da die Wurzelspitzen und Haare sehr reich an Protoplasma sind. Mit Boussingault's wiederholten Angaben, wonach bei gesunden Keimpflanzen keine Verminderung des Stickstoffgehalts eintritt, stimmen auch Oudemans und Rauwenhoff[1]) überein.

Nach den in den vorstehenden Paragraphen enthaltenen Angaben, zumal denen von Peters, erscheint es überflüssig, mit A. Gris über die Herkunft der Stärke bei ölhaltigen Samen und die Möglichkeit der Stärkebildung aus Zucker u. s. w. zu streiten. Was Gris in dieser Richtung als meine »Hypothesen« bezeichnet, wird übrigens schon durch meine früheren Arbeiten hinreichend begründet, und sein Widerspruch beruht ganz offenbar auf einem entschiedenen Missverstehen gewisser Stellen in meinen Abhandlungen. Er hat bei seiner, sonst sehr schätzbaren Arbeit, überall nur die unmittelbar sichtbaren anatomischen Erscheinungen im Sinn, ohne sich zu fragen, woher das Material zur Bildung der Stoffe, die er sieht, kommen kann. Vergl. A. Gris, Recherches anat. et phys. sur la germination. Paris 1864. p. 105—110.

§ 99. **Metamorphosen des Zellstoffs.** Die Reihe chemischer Umwandlungen, durch welche ein Theil der Kohlehydrate und Fette der Pflanze unter Mitwirkung des Protoplasmas endlich zur Cellulosebildung verwendet wird, findet hiermit in vielen Fällen ihren natürlichen Abschluss; in anderen Fällen

1) Cit. nach Gris: Rech. anat. et physiol. sur la germination 1864. p. 15: Die Originalarbeit der genannten Forscher steht mir nicht zu Gebote.

Die Arbeit G. Fleury's (Ann. de Chim. et de phys. 1865. T. IV. p. 51) über die Veränderungen der näheren Bestandtheile bei der Keimung verschiedener ölhaltiger Samen erscheint mir unbrauchbar, wegen der saumseligen Darstellung, die das Verständniss fast unmöglich macht; Fleury hat nicht einmal auf die Stärkebildung während der Keimung Rücksicht genommen, die ich bereits 5 Jahre früher beschrieben hatte.



aber, je nachdem es die innere Oekonomie der Pflanze erfordert, schreitet die Metamorphose noch weiter fort, der Zellstoff selbst giebt alsdann das Material zur Bildung neuer chemischer Verbindungen her, die ihrerseits entweder in die Gewebesäfte wieder aufgenommen und zur Neubildung von Zellen benutzt werden oder sie dienen dazu, der Zellhaut besondere physiologische Eigenschaften zu ertheilen oder endlich, sie werden als Auswurfsproducte für die Lebenszwecke nicht weiter benutzt. Ein Theil dieser Metamorphosen ist insofern hinreichend erkannt, als man mit Bestimmtheit sagen kann, dass die neu entstehenden Producte wirklich aus der Umänderung des Zellstoffes selbst hervorgehen, andere damit ähnliche Vorgänge gestatten es noch nicht, dieselbe Behauptung für sie mit Bestimmtheit und gestützt auf unmittelbare Beobachtung aufzustellen, sie finden aber ihr nächstes Analogon in jenen und können am einfachsten durch die hypothetische Annahme erklärt werden, dass die auftretenden Producte aus der Umwandlung der Cellulose hervorgehen.

Ein Beispiel für den zuerst genannten Vorgang, wo die Auflösungs- und chemischen Umänderungsproducte der Zellstoffhäute in die Gewebesäfte wieder aufgenommen und zum Aufbau neuer Gewebe wieder verwendet werden, bietet die keimende Dattel[1]), deren Endospermzellwände mit Zurücklassung ihrer Grenzschichten (sogen. primären Häute) bei der Keimung erweicht, aufgelöst und in Glycose verwandelt werden, welche das Saugorgan des Keims in sich aufnimmt; innerhalb der Keimgewebe wird diese Glycose transitorisch zur Bildung von Stärke benutzt, die endlich ihrerseits das Material zur Bildung der Zellhäute der Keimpflanze liefert. Ein ähnlicher Process findet vielleicht bei der Auflösung und sogen. Resorption der Mutterzellhäute des Pollens und der Sporen vieler Pflanzen statt[2]), doch sind in diesem Falle die aus der Auflösung der Cellulose hervorgehenden Producte unbekannt.

Unter denjenigen Metamorphosen des Zellstoffs, deren Producte nicht wieder in die Gewebesäfte aufgenommen werden, sondern als Auswurfsstoffe dem Dienst der Vegetation, wenigstens sofern es sich um das Material zu Neubildungen handelt, sich entziehen, ist die von H. v. Mohl[3]) studirte Traganthbildung am genauesten bekannt. Die Mark- und Markstrahlzellen der traganthliefernden Astragalusarten haben anfangs das gewöhnliche parenchymatische Ansehen, ihre Zellwände bestehen aus Cellulose; später erst beginnt die Umwandlung dieser letzteren in Traganth; die Metamorphose beginnt in den äusseren (vom Protoplasma entferntesten) Schichten jeder Zellhaut und schreitet in centripetaler Richtung gegen das Innere der Zelle hin fort, wobei nicht alle Schichten derselben Haut in gleicher Weise umgewandelt werden; mit dem schrittweisen Verschwinden der Zellstoffreaction verliert sich die Deutlichkeit der Schichtung und die Substanz nimmt die Eigenschaften des Traganthgummis an, unter denen die enorme Quellungsfähigkeit in Wasser obenan steht; vermöge dieser Eigenschaft geschieht es dann, dass die noch mehr oder minder Zellenformen darbietende Umwandlungsmasse aus den Stammspalten hervorquillt und so von selbst sich

---

1) Sachs: Zur Keimungsgeschichte der Dattel: Bot. Zeitg. 1862. p. 241.

2) Hofmeister: Vergl. Untersuchungen u. s. w. p. 74, 104, 128, und Neue Beiträge (Abh. der K. Sächs. Gesellsch. d. Wiss. VII.) 640.

3) H. v. Mohl: Botan. Zeitg. 1857. p. 33.

der weiteren Verwendung in der Pflanze entzieht. — In gleicher Art findet nach Wigand[1]) die Bildung des Bassorins und Arabins statt; das Letztere ist nach ihm nur eine weitere Metamorphose des Bassorins: im Stamm von Prunus kann nach ihm jedes beliebige Gewebe diese Metamorphose in mehr oder minder ausgedehnten Zellencomplexen zeigen und selbst das Fruchtfleisch und das harte Endocarp der Pflaumen kann sich stellenweise in Bassorin umwandeln; hier fand er Zellen, deren Wand auf der einen Seite noch wohl erhalten auf der anderen schon in Gummi umgewandelt war. Ebenso beobachtete Wigand an Stücken von Senegalgummi noch Zellen der Acacienrinde, deren Häute den Uebergang in Arabin deutlich erkennen liessen und bei Ammoniacum fand er Stellen, wo die Zellwand noch zur Hälfte aus Zellstoff bestand, sonst aber schon in Gummi verwandelt war. Der gummiähnliche Schleim der Cactusarten bildet nach Cramer Verdickungsschichten der Zellwand, in denen (unter Alkohol) noch die ursprüngliche Schichtung und selbst Porencanäle zu erkennen sind.

Diese Beobachtungen liefern den Beweis, dass Traganth, Bassorin und Arabin als Umwandlungsproducte der Cellulose auftreten und man hat keinen Grund zu der Annahme, dass sie jemals auf andere Art in der Pflanze entstehen; ebenso wenig spricht irgend eine Beobachtung dafür, dass eine dieser Gummiarten jemals wieder vom Gewebe aufgesogen und zu weiteren Lebenszwecken verwendet würde; sie sind Auswurfstoffe, die man nicht, wie es früher allgemein geschah und selbst jetzt noch geschieht, als plastisches Material betrachten darf.

Eine Umwandlung des Zellstoffs, welche sich mit der Traganthbildung noch vergleichen lässt, findet in den Epidermiszellen vieler Samen, Pericarpien von Labiaten, den Haaren auf den Achenien der Compositen u. s. w. statt[2]). Die gewöhnlich ausserordentlich, selbst bis zum Verschwinden des Lumens verdickte Zellhaut zeigt noch alle normalen Structurverhältnisse einer solchen, ist aber insofern chemisch umgewandelt, als ihre Substanz grosse Mengen von Wasser einsaugt und damit in enormer Weise aufquillt, so dass sie die nicht quellungsfähigen äusseren (Cuticular-) Schichten sprengt und als durchsichtiger in Wasser sich vertheilender aber nicht löslicher Schleim austritt. Diese zumal vom Leinsamen, Klee- und Quittensamen bekannten Schleime werden nach Hofmeister's bestimmter Angabe durch Iodlösungen blaugefärbt, zuweilen (wie bei Salvia Horminum, Teesdalia nudicaulis) schon durch wässerige Iodlösung, immer aber mit Iod und Schwefelsäure. — In ähnlicher Weise nehmen die Zellhäute der Palmellaceen, Chroococcaceen, Nostochineen u. s. w. nach und nach eine steigende Quellungsfähigkeit an, die offenbar Folge irgend einer chemischen Umänderung der Cellulose sein muss, bis sie einen sehr expandirten Schleim bilden und endlich zerfliessen.

In eine chemisch nicht näher bekannte Substanz verwandelt sich die Cellulose der äusseren Zellhautschichten bei der Bildung der sogen. Intercellularsub-

---

1) A. Wigand: »Ueber die Deorganisation der Pflanzenzelle« in Jahrbücher f. wiss. Botanik 1861. III. 117.

2) Hofmeister: »Ueber die zu Gallert aufquellenden Zellen der Aussenfläche von Samen und Pericarpien« in Berichte d. k. sächs. Gesellsch. d. Wiss. 1858. 20. Februar, zumal p. 99 und 30. — Nägeli in Sitzungsber. der k. bayerischen Akad. d. Wiss. 1864 am 9. Juli — Cramer: »Ueber das Vorkommen und die Entstehung einiger Pflanzenschleime« in Nägeli und Cramer: Pflanzenphysiol. Unters. 3. Heft.



stanz. Schon H. v. Mohl wies darauf hin, dass diese beiden Fucoideen, im Endosperm der Leguminosen einem ähnlichen Vorgang ihre Entstehung verdankt, wie der Traganthgummi und es ist kein Grund zu der Annahme vorhanden, dass die sogen. Intercellularsubstanz im Holzgewebe, die doch offenbar aus den äusseren Grenzschichten der benachbarten Zellen besteht, überhaupt auf eine andere Art, als durch Umwandlung von Zellstoff entstehe[1]).

Das Viscin der Mistelbeeren entsteht nach Wigand[2]) durch eine Metamorphose der Zellhäute und auf dieselbe Weise der Stoff, welcher die Zellenkörner der Orchideen, Onagrarieen u. a. zusammenhält.

Auf eine chemische Umwandlung der Cellulosemoleculе der Zellwand werden sich wahrscheinlich auch die meisten (nicht alle) derjenigen Umänderungen in der Beschaffenheit der Zellhaut zurückführen lassen, die man bisher ohne Angabe irgend eines Grundes durch Infiltration, d. h. durch Einlagerung von chemisch differenten Molecülen zwischen die Zellstoffmolecüle erklärte. Es gehört hierher die Verholzung, Verkorkung, Cuticularisirung und schliesslich auch die Färbung der Zellwände. Da man für die Infiltrationshypothese meines Wissens niemals Gründe angeführt hat, so ist es auch nicht meine Aufgabe, solche zu widerlegen, dagegen will ich die Wahrscheinlichkeitsgründe für meine Ansicht, wonach diese Veränderungen durch chemische Metamorphose der Zellstoffmolecüle selbst herbeigeführt werden, darlegen, indem ich von dem durch Payen und Mohl hinreichend festgestellten Satz ausgehe, dass die organische Substanz, welche jeder Zellhaut als ursprüngliches Baumaterial zu Grunde liegt, aus Zellstoff besteht[3]).

Die Infiltrationshypothese nimmt an, es würden die Molecüle des Lignins, der Korksubstanz, der fettartigen Cuticularsubstanz und der Farbstoffe auf irgend eine Weise nachträglich zwischen die Zellstoffmolecüle eingeführt, und dort abgelagert, so wie man sie durch Auflösungsmittel, z. B. das Schulze'sche Macerationsverfahren auch wieder ausziehen kann, wo dann die reine Cellulose zurückbleibt. Meine Ansicht ist dagegen die: die Molecüle des Lignins, der Kork- und Cuticularsubstanz[4]), wie der Farbstoffe (der Zellwände) sind da entstanden, wo wir sie finden, sie sind durch chemische Metamorphose eines Theils der Zellstoffmolecüle an Ort und Stelle erzeugt und sie sind dort liegen geblieben, wo sie entstanden sind, sie sind nicht vom Zellsaft oder Protoplasma her in die Zellwand erst eingewandert, sie waren niemals anderswo als in der Zellwand selbst. Ausgeschlossen sind von dieser Annahme nur die stickstoffhaltigen Einlagerungen (wo solche überhaupt vorkommen, halte ich sie für Infiltrationen[5]) und die Mi-

---

1) Vergl. Wigand: »Ueber Intercellularsubstanz und Cuticula« in »Botanische Untersuchungen« Braunschweig 1854.

2) Jahrb. f. wiss. Bot. III. p. 171.

3) Payen: Ann. des sc. nat. 1840. T. XIV. p. 99. ibid. 1841. T. XVI. p. 321. H. v. Mohl: Bot. Zeitg. 1847. Nr. 29, 30, 31; und vegetabil. Zelle p. 189. 193. Die neueren Behauptungen Frémy's über die Substanz der Zellhäute haben ihre gebührende Abfertigung durch Kabsch erhalten: Jahrb. für wiss. Botanik III. p. 357 ff.

4) Ueber Lignin und Cuticularsubstanz s. Franz Schulze: Lehrbuch der Chemie f. Landwirthe. Leipzig II. 2. Abth. 26 ff.

5) Chinin und Cinchonin sind in der Substanz der Zellhäute, zumal derer des Bastes abgelagert; Wigand: Bot. Zeitg. 1862. p. 142.

neralstoffe z. B. die Kieselsäure, wie sich dies auch ohnehin und von selbst versteht.

Wenn die genannten in der Zellhaut eingelagerten Stoffe aus dem Zellsaft, überhaupt aus dem Inhalt in die Zellhaut hinübergetreten wären, so würde man die betreffenden Stoffe doch zuweilen in irgend einer Form im Zellinhalt auch beobachten müssen [1]), wenn man nicht die fernere Annahme machen will, dass sie in dem Maasse als sie im Zellsaft entstehen, auch sofort in die Zellhaut übertreten, oder wenn man nicht zu der anderen Hypothese greifen will, dass irgend welche bekannte Stoffe aus dem Inhalt in die Haut übertreten und erst in dieser sich in Lignin, Korksubstanz u. s. w. umbilden, da man diese Stoffe niemals im Zelleninhalt, immer nur in den Häuten selbst vorfindet. Man könnte nun zwar einwenden, die Cellulose selbst werde doch auch aus dem Inhalt nach aussen hin abgeschieden, obgleich sie niemals im Ersteren zu beobachten ist; der Einwand wird aber dadurch widerlegt, dass 1) für die Herkunft der Cellulose eine andere Möglichkeit gar nicht denkbar ist, während für die sogen. Infiltrationsstoffe solche Möglichkeiten wirklich vorliegen; dass 2) in den Stärkekörnern und anderen Kohlehydraten das Material wirklich nachgewiesen ist, aus welchem sich Cellulose bildet, während Niemand sagen kann, aus welchen Stoffen des Zellinhalts sich Lignin, Korkstoff, Cuticularsubstanz bilden soll.

Ein weiterer Wahrscheinlichkeitsgrund für meine Ansicht liegt in der allgemeinen Erscheinung, dass die Schichten einer Zellhaut um so mehr verholzt, verkorkt, cuticularisirt sind, je weiter sie nach aussen, d. h. je weiter sie von dem Protoplasma entfernt liegen und je mehr sie also dem im Inhalt der Zelle statthabenden Stoffwechsel entzogen sind; die den Protoplasmaschlauch unmittelbar umhüllende Zellhautschicht ist immer die reinste, sie zeigt fast überall Zellstoffreaction, selbst wenn die äusseren Schichten derselben Haut schon soweit verändert sind, dass sie keinen Zellstoff mehr zu enthalten scheinen [2]). Gewöhnlich nimmt die sogen. Infiltrationsmasse mit der Entfernung vom Protoplasma gegen die Peripherie der Haut hin stetig zu. Würde die eingelagerte Substanz aus dem Zelleninhalt durch das Protoplasma nach aussen hin abgeschieden und zwischen die Zellstoffmolecüle eingelagert, so wären die ebengenannten Verhältnisse nur durch weitere Hypothesen zu erklären, während sie bei der Annahme einer Metamorphose der Zellstoffmolecüle an Ort und Stelle insofern doch erklärlich scheinen, als mit der Entfernung der Zellhautschichten vom Protoplasma die von ihm unabhängigen Stoffwandlungen an Energie zunehmen können [3]). Man könnte auch hier eine Analogie aus den Lagerungsverhältnissen der Kieselsäure gegen

---

1) Als Analogon ist hierbei die Kieselsäure zu nennen; diese lagert sich ebenfalls für gewöhnlich in der Zellhaut ab, aber sie kommt doch oft genug auch im Inhalt vor.

2) Die echte Cuticula im Sinne Mohl's ist offenbar gleich der sogen. Intercellularsubstanz der Gewebezellen nur die äusserste Zellhautschicht und besteht ursprünglich aus Zellstoff; Hofmeister hat diesen in der Cuticula des Leinsamens, der Blätter von Hoya carnosa, Orchis Morio nach wochenlanger Maceration in Kalilauge mit Iod und Schwefelsäure nachgewiesen. Ber. d. k. sächs. Ges. d. Wiss. 1858. p. 21.

3) Auf die Bildung der Cuticular- und Korksubstanz scheint die unmittelbare Einwirkung der Luft und vielleicht die des Lichts Einfluss zu haben; dies dürfte wenigstens der nächstliegende Grund der allgemeinen Erscheinung sein, dass verletzte Gewebe unter der der Luft zugekehrten Wundfläche durch Neubildung Korkschichten erzeugen, welche den gesunden Theil gegen die äusseren Einflüsse abschliessen.

meine Ansicht anführen, indem dieselbe gleich den betrachteten Stoffen sich vorzugsweise in den äusseren Hautschichten findet und doch bestimmt durch Infiltration dahingelangt; allein dieser Einwurf trifft nicht, denn einerseits ist es ungewiss, ob die Kieselsäure vom Zellsaft aus in die Zellhaut eintritt, da sie möglicherweise von der Wurzel her in der Substanz der Zellhäute sich fortbewegen und in gewissen Theilen derselben sich anhäufen könnte und selbst wenn dies nicht der Fall ist, wenn sie wirklich vom Inhalt der Zellen aus in die Häute eindringt, so kann dies möglicherweise ohne irgend eine Betheiligung des Stoffwechsels geschehen, da die Kieselsäure ohne Nachtheil für die Bildung organischer Stoffe wenigstens bei manchen Pflanzen ganz fehlen kann.

Die Thatsache, dass die Verholzung und Cuticularisirung vorzugsweise die von dem Protoplasma entfernteren Hautschichten ergreift, kann verglichen werden mit dem Fortschreiten der Gummibildung, die ebenfalls in den äusseren Schichten beginnt und nach innen vordringt. Diese Analogie spricht für die Metamorphose, nicht aber für die Infiltration.

Von Seiten der chemischen Theorie dürfte sich für meine Ansicht ebenso wenig und ebenso viel beibringen lassen, wie für die Infiltrationsansicht, da die chemische Natur der fraglichen Stoffe, aus der sich ihre genetische Beziehung beurtheilen liesse, noch nicht hinreichend bekannt ist. Aber vielleicht spricht es für meine Ansicht, dass das Lignin, die Kork- und Cuticularsubstanz sauerstoffärmere Verbindungen sind, die man sich aus dem Zellstoff durch eine Art von Verwesung[1]) entstanden denken kann, wobei unter Betheiligung atmosphärischen Sauerstoffs Kohlensäure und Wasser gebildet und eine kohlenstoffreichere Verbindung zurückgelassen würde; möglicherweise könnten die stickstoffhaltigen (wirklichen) Infiltrationssubstanzen derartiger Zellhäute dabei gewissermaassen wie Fermente sich betheiligen. Zumal das Lignin könnte man als eine beginnende Humusbildung innerhalb der Zellhaut betrachten.

Die Entstehung von Wachs und anderen fettähnlichen Verbindungen durch Umwandlung von Zellstoff wird von Karsten[2]) und Wigand zwar behauptet aber nicht bewiesen, da sie den Vorgang der Umänderung nicht schrittweise verfolgt haben, sondern ihn nur aus den Lagerungsverhältnissen erschliessen. Nach Karsten soll der aus einem Gemisch von Wachs und Harz bestehende Ueberzug von

---

1) Das Lignin hat nach Schulze die empirische Formel C_{38} H_{24} O_{20}, Humus von Eichenholz nach Will C_{34} H_{18} O_{18} (F. Schulze Lehrb. der Chem. f. Landw. II. 234 und 2. Abth. 28). Die Cuticularsubstanz ist eine fettartige Verbindung nach Frémy; die von den Blättern der Iris, Blumenblättern von Camellia, von Aepfeln abgezogene, mit Salzsäure, Kupferoxydammoniak, Kali, Alkohol, Aether und Wasser gereinigte Epidermis hinterlässt ein der Cuticula entsprechendes Häutchen, dessen Zusammensetzung er durch

$$C = 73,66$$
$$H = 11,37$$
$$O = 14,97$$

darstellt; bei Erhitzung giebt diese Substanz fette Säuren, mit kochender Salpetersäure entsteht Korksäure; durch Kali wird sie verseift (Ann. des sc. nat. 1859. XII. p. 334). Schon Payen (Ann. des sc. nat. 1856. V.) hatte in der Epidermis (Cuticula?) von Cactus peruvianus 9,09 pCt. Fett gefunden (neben 13 pCt. stickstoffhaltiger Substanz, 2,66 Kieselsäure, 6,67 Salzen, und 68,58 Cellulose).

2) Karsten: Botan. Zeitg. 1857. p. 313 und Wigand a. a. O. 170 auch Bot. Zeitg. 1850. p. 426.

Ceroxylon und Klopstockia gleich dem die Früchte von Myrica überziehenden Wachs aus einer unmittelbaren Umwandlung der Cuticularschichten hervorgehen, die ihrerseits nach unserer Annahme durch Metamorphose von Zellstoff entstanden sind; anfangs soll sich die Cuticula wie Korkstoff verhalten und später in einen durch Alkohol löslichen, in Wärme schmelzbaren Zustand übergehen. Ob die Masse der Cuticula in diesen Fällen hinreicht das Material für die namhaften Quantitäten von Wachs zu liefern, scheint man indessen nicht weiter beachtet zu haben. Der aus der Undurchdringlichkeit der Zellhäute für Wachs hergenommene Beweis dafür, dass dasselbe nicht von innen herausgeschwitzt sein könne, ist nicht stichhaltig, da wir die Diffusionseigenschaften zumal der cuticularisirten Zellhäute zu wenig kennen. Noch weniger beweisend scheinen mir Wigand's Angaben, auf welche er seine Behauptung stützt. Trotz dieser mangelhaften Beweisführungen ist die Möglichkeit einer derartigen Metamorphose der Zellhaut nicht von der Hand zu weisen; jedenfalls liegt kein Grund für die Annahme vor, dass das auf der Oberfläche der genannten Pflanzen vorhandene Wachs, sowie der wachsartige »Reif« vieler Pflanzen, von innen heraus abgeschieden worden sei.

Die Umwandlung der Zellhaut in Harz wurde ebenfalls von Karsten und Wigand[1]) behauptet; nach letzterem könnten sich die Zellhäute der verschiedensten Gewebeformen in Harz verwandeln, eine Angabe, welche von Dippel[2]) wenigstens für Abies pectinata entschieden in Abrede gestellt wird. Da der Letztere jedoch selbst (ohne hinreichenden Grund allerdings) annimmt, die Stärkekörner lieferten das Material zur Harzbildung und die Zellhäute würden wenigstens secundär mit in die Harzmetamorphose hineingezogen, so erscheint der Widerspruch nicht so scharf, als es anfangs aussieht; denn wenn man eine Umwandlung von Stärkekörnern im Harz zugiebt[3]), so kann man sie sicher auch für Zellhäute gelten lassen, bis triftige Gründe dagegen sprechen. Uebrigens werden durch Dippel's Angaben für Abies pectinata Wigand's Beobachtungen an anderen Pflanzen, die das Schwinden der Zellhäute bei der Harzbildung betreffen, noch nicht widerlegt[4]).

Die Reihe dieser problematischen Vorgänge beschliessen wir mit einem Blick auf die Pectinstoffe[5]). Dass die Pectose, aus welcher sich die anderen bilden, als Bestandtheil der Zellhaut im Gewebe vorhanden ist, kann zwar nicht als vollständig bewiesen, aber doch als sehr wahrscheinlich angenommen werden. Die physikalischen Eigenschaften des Pectins, welches zunächst aus der (hypothetischen) Pectose entsteht, sowie ihre chemische Formel treten der Annahme, dass sie sich aus dem Zellstoff bilde, wenigstens nicht entgegen. Für ihre Entstehung

1) S. die vorhin genannten Stellen. — Ueber Harzbildung ist ferner zu beachten: H. v. Mohl: Bot. Zeitg. 1859. Nr. 39—40.

2) Dippel: Bot. Zeitg. 1863. p. 256 ff.

3) So einfach wie Dippel dies auf dem Papier ausrechnet, wird es wohl nicht sein; jedenfalls ist durch dergleichen Berechnungen, wo man ohne einen Anhalt von Seiten der chemischen Theorie, aus der (nichtrationellen) Formel der Stärke Terpentinöl, Wasser und Sauerstoff entstehen lässt, nichts bewiesen.

4) Wigand: Jahrb. f. wiss. Bot. III. 164.

5) Vergl. Franz Schulze: Lehrb. d. Chem. f. Landw. II. 191. Das Pectin besteht nach Frémy aus: $C_{64} H_{48} O_{64}$ (oder $C_4 H_3 O_4$).



aus Zellstoff scheint indessen noch die ältere Angabe Frémy's zu sprechen, wonach in reifenden Früchten während der Pectinbildung der Gehalt an Cellulose abnimmt, bei Winterbirnen sogar von 17,7 pCt. auf 3,4 pCt. fällt[1]. Nach Mulder[2] soll die mit Cellulose innig gemengte Pectose die Zellwand der Epidermis, der Collenchym- und Parenchymzellen von Opuntia brasiliensis, die äussere Wand der Milchsaftgefässe von Euphorbia Caput Medusae, des Collenchyms von Sambucus nigra u. s. w. bilden. Nach Frémy sollte die Pectose bei pectinliefernden Wurzeln die inneren Zellhautschichten bilden, während Kabsch[3] annimmt, dass wahrscheinlich die äusseren Schichten der Zellhäute von Daucus Carota aus Pectose bestehen und dass dieser Stoff durch Metamorphose der »primären Zellhäute« sich bilde. Endlich spricht sich August Vogl[4] sehr entschieden dahin aus »Die Intercellularsubstanz in der Wurzel von Taraxacum officinale und Podospermum Jacquinianum entsteht durch eine allmähliche von aussen nach innen fortschreitende chemische Umwandlung der Zellmembranen; das Product dieser Umwandlung ist Pectose.« Und ferner »Die Milchsaftgefässe beider Pflanzen entstehen durch Fusion von über und neben einander stehenden Leitzellen (Cambiform, Siebzellen). Die Fusion ist bedingt durch die Umwandlung der Membranen der verschmelzenden Zellen in Pectose.« Einen Beweis für diese Behauptung finde ich in seiner Abhandlung jedoch nicht; die angegebenen Reactionen enthalten keinen Beweis dafür, dass überhaupt an den betreffenden Orten Pectose sich finde, wenn sie auch zeigen, dass der Zellstoff daselbst irgend eine unbekannte Umänderung erfährt. Nach dem Allen bedarf es erneuter mit besseren mikrochemischen Methoden unternommener Untersuchungen, bevor man die zuletzt genannten Metamorphosen der Zellhaut für Thatsachen halten darf.

---

1) Frémy: Comptes rendus XLVIII. p. 203.
2) Versuch einer allgem. physiol. Chemie 1844. p. 498 und 514.
3) Kabsch: Jahrb. f. wiss. Bot. III. 368.
4) Sitzungsber. d. kais. Akad. der Wiss. 1863. Bd. XLVIII. 689.

XI.

Stoffwanderung.

Elfte Abhandlung.

Translocation der plastischen Stoffe in den Geweben.

§ 100. Einleitung. Die Lebensvorgänge auch in der einfachsten Zelle sind ohne beständige translatorische Bewegungen der dem Leben dienenden Stoffmolecüle nicht denkbar. — Wenn der Keimschlauch einer Spore oder eines Pollenkorns austreibt, so drängt sich das Protoplasma nach der wachsenden Spitze hin, dort scheidet es beständig neue Zellstofftheilchen aus, während sich der Raum der Spore oder des Pollenkorns entleert: das Wachsthum ist in diesem Falle sichtlich nichts Anderes als eine nach bestimmten Richtungen erfolgende Translocation und Sonderung der gemengten Molecüle, und nach diesem einfachsten Schema lässt sich die Keimung der Samen auffassen; auch hier drängt sich das in den Cotyledonen und Endospermen enthaltene Protoplasma in die Wurzelspitze und in die Stammknospe, um daselbst Zellhäute abzuscheiden, die anderen Stoffe des Samenreservoirs dringen nach; die fertige Keimpflanze besteht gleich dem fertigen Keimschlauch der Spore aus denselben Stoffen, welche schon vor der Keimung da waren; der Vorgang des Wachsthums ist im einen wie im anderen Falle wesentlich eine Translocation der Stoffe, eine Auseinanderlegung der vorher beisammenliegenden chemisch verschiedenen Molecüle. Aehnlich ist es auch bei dem Austreiben der Knollen, Zwiebeln und Knospen der Bäume im Frühjahr; die in den Reservestoffbehältern bis dahin verborgenen Stoffe treten heraus, jene bleiben leer zurück, die neuen Organe sind die in einer neuen Art räumlich angeordneten Reservestoffe.

Wenn eine einzelne chlorophyllhaltige Algenzelle unter dem Einflusse des Lichts assimilirt, so treten die Molecüle der gelösten Kohlensäure von aussen her in die Zelle ein, dasselbe thun die im umgebenden Wasser gelösten Salze; die abgeschiedenen Sauerstoffmolecüle lösen sich z. Th. im Wasser auf, z. Th. trennen sie sich von diesem und steigen als Blasen empor. Unterdessen entsteht im Chlorophyll unserer Zelle Amylum, dessen Molecüle sich um Sammelpuncte inner-

halb der grünen Substanz anhäufen und Körner bilden; diese aber sind ihrerseits nur temporär vorhanden. Wenn die Zelle sich theilt, so werden sie im Protoplasma aufgelöst, oder in Oel verwandelt oder sie behalten ihre Form und nehmen vom Protoplasma getragen, andere Stellen ein. Eher oder später werden sie dennoch aufgelöst, und ihr Lösungsproduct vom Protoplasma aufgenommen, durch dieses nach aussen hin als Zellstoff abgelagert. So ist schon innerhalb der einzelnen Zelle die physiologische Arbeit auf verschiedene Elementarorgane vertheilt; bei den höheren Kryptogamen und Phanerogamen ist diese Theilung der Arbeit nur deutlicher, weil die einzelnen den verschiedenen Functionen vorstehenden Organe räumlich weiter auseinander liegen: die Aufnahme des Wassers und der gelösten Mineralstoffe ist den Wurzeln übertragen, ihre Fortleitung nach den Blättern hin dem Stamm und seinen Ausläufern, den Blattstielen und Blattnerven; die grünen Blätter nehmen im Sonnenlicht Kohlensäure auf, und in ihren Chlorophyllkörnern wird Stärke erzeugt, während der überflüssige Sauerstoff wieder ausgeschieden wird. Die in den grünen Blättern erzeugten Assimilationsproducte aber werden hier nicht verbraucht: in den fertigen assimilirenden Blättern findet kein Wachsthum mehr statt; was sie an organisirbaren Verbindungen erzeugen, das ist zum Verbrauch an ganz anderen Orten derselben Pflanze bestimmt; die Assimilationsproducte werden durch die Blattnerven und Stiele dem Stamme zugeleitet und von hier aus dringen sie in die Knospen und Wurzelspitzen, um neue Organe zu bilden oder sie lagern sich in bestimmten Geweben dicht zusammen, um erst später demselben Process zu unterliegen.

Die beständige translatorische Bewegung der Stoffe in der Pflanze leugnen, heisst nichts Anderes thun, als behaupten, dass jeder Stoff da, wo wir ihn finden, aus Nichts entstanden sei. Es ist daher unnöthig, weitläufige Beweise für die Thatsächlichkeit der Stoffbewegungen in den einzelnen Zellen sowohl als in der vielzelligen Pflanze beizubringen. Sobald man erkannt hatte, dass das Wasser und die Mineralstoffe in der Pflanze nicht erzeugt werden, sondern von aussen in sie eindringen, musste man auch die im Gipfel eines Baums abgelagerten Kalk- und Kalitheilchen sowie das aus seinen Blättern abdunstende Wasser den Weg durch den Stamm zurücklegen lassen. In der That gehört die Wahrnehmung dieser Thatsache zu den ältesten Errungenschaften der Pflanzenphysiologie. Viel unklarer war man bis auf die neueste Zeit über die Gründe, welche eine bestimmte Bewegung der assimilirten Stoffe in der einzelnen Zelle wie in den ganzen Pflanzen nothwendig machen. Es wäre bei dem jetzigen Zustande unserer Wissenschaft unpassend, aus so vereinzelten Thatsachen, wie es der Ringelschnitt[1]) mit seinen Folgen ist, die Nothwendigkeit der Bewegung der assimilirten Stoffe herleiten zu wollen, weil wir statt dieses, nur für ganz bestimmte Fälle giltigen Beweises, der noch dazu verschiedene Deutungen zulässt, andere allgemeine Gründe haben, welche sich auf die Urphänomene des vegetabilischen Lebens stützen. Die Nothwendigkeit der translatorischen Bewegung der assimilirten Stoffe durch die Gewebe hindurch folgt ganz allgemein und unzweideutig aus der Erwägung, dass die kohlenstoffhaltigen Verbindungen nicht überall da, wo wir sie finden, entstanden sein können, weil zur Erzeugung kohlenstoffhaltiger organischer Verbindungen die Kohlensäure und das Wasser das Material liefern,

1) Die in der Geschichte der Pflanzenphysiologie eine so grosse Rolle spielenden Folgen des Ringschnitts an dicotylen Holzpflanzen können sehr wohl ursprünglich auf die Annahme der Bewegung der Stoffe aus den Blättern geführt haben; jetzt aber wo die fortgeschrittene Wissenschaft tiefere Fundamente hat, sollte jene mangelhafte Beweisführung aufhören. Uebrigens sind die Erscheinungen des Ringschnitts auch für uns noch von grossem Interesse, weil sie für andere Sätze der Physiologie die erwünschten Anhaltspuncte liefern.



und weil dabei nothwendig eine Quantität Sauerstoff abgeschieden werden muss. Diese Function aber ist an ein einziges Organ der Pflanze, an die chlorophyllhaltige Zelle und an eine äussere Bedingung, die Mitwirkung des Lichts geknüpft. Daraus folgt, dass alle nicht chlorophyllhaltigen Zellen und alle nicht vom Licht getroffenen Gewebe ihre kohlenstoffhaltigen Baustoffe unmöglich selbst assimilirt haben können, dass sie dieselben von den beleuchteten grünen Organen beziehen und damit ist die Bewegung der assimilirten Stoffe allgemein begründet, selbstredend auch für die chlorophyllfreien Schmarotzer, die sich von diesem allgemeinen Standpunct aus verhalten, wie die nicht grünen Organe einer normalen Pflanze und ebenso auch für die chlorophyllfreien Nichtschmarotzer, die ihre kohlenstoffhaltigen Verbindungen aus den Ueberresten anderer Pflanzen aufsammeln. Die Nothwendigkeit der Bewegung assimilirter Stoffe ist also eine Folge der Thatsache, dass nicht jede beliebige Zelle im Stande ist, die assimilirten Stoffe, welche sie temporär enthält, zu erzeugen.

§ 101. Die Richtung, in welcher sich die assimilirten, plastischen Stoffe bewegen, ist je nach Umständen verschieden. Wenn wir die Erscheinungen auf ihren allgemeinsten Ausdruck bringen, so ergeben sich folgende drei Fälle: a) die organisirbaren Stoffe bewegen sich von ihren Entstehungsorten zu ihren Verbrauchsorten; b) von ihren Entstehungsorten zu ihren Ablagerungs- (Ruhe-)orten; c) von ihren Ablagerungsorten zu ihren Verbrauchsorten. — Es kommt nur auf die gegenseitige Lage der Erzeugungs-, Verbrauchs- und Ablagerungsorte an, ob die entsprechende Stoffbewegung in Bezug auf den Erdkörper vorwiegend aufwärts, abwärts oder horizontal gerichtet ist; bei Bäumen und Pflanzen mit unterirdischen Reservestoffbehältern (Zwiebeln, Knollen, Rhizomen u. s. w.) wird die überwiegende Quantität der Assimilationsproducte zur Aufspeicherung abwärts geführt, im Frühjahr bei dem Verbrauch zur Knospenentfaltung ist ihre Bewegung überwiegend aufwärts gerichtet; bei monocarpischen Pflanzen dagegen wird ein grosser Theil der Assimilationsproducte aufwärts geführt, um in den Früchten aufgespeichert zu werden; in horizontalen Baumästen, Ausläufern und Nebenwurzeln ist die Bewegung der Stoffe horizontal, nach der organischen Spitze hin oder von ihr abgekehrt. — Gewöhnlich ist die Bewegung der assimilirten Stoffe in derselben Pflanze gleichzeitig nach verschiedenen Richtungen vorhanden: so wandert bei der reifenden Kartoffel ein Theil derselben aufwärts zu den Beeren, die sich ebenso wie die Knollen mit Stärke füllen, welche um in Letztere zu gelangen abwärts wandert; ähnlich geschieht es bei den Bäumen, wenn sie zugleich Früchte tragen und Reservestoffe im Stamm anhäufen. Bei Keimpflanzen, wo das Endosperm oder dicke im Boden verbleibende Cotyledonen die Nahrung liefern, ist die Stoffbewegung der Wachsthumsrichtung der Wurzel entsprechend anfangs vorwiegend abwärts, später bei der Entfaltung der Blätter vorwiegend aufwärts gerichtet.

Diese Sätze ergeben sich von selbst, sobald man weiss, dass die Assimilation, d. h. die Bildung kohlenstoffhaltiger Verbindungen aus Kohlensäure und Wasser nur in den chlorophyllhaltigen beleuchteten Organen stattfindet, dass der Verbrauch der Assimilationsproducte anderseits nur in den mit Zellbildung beschäftigten Organen (Wurzelspitzen, Knospen, Cambium) erfolgt: die allgemeinen Gründe, welche die Bewegung der Assimilationsproducte überhaupt nöthig machen, bestimmen auch zugleich ihre Richtung. Die frühere, auf Beobachtungen an Bäumen und manchen dicotylen holzbildenden Pflanzen gestützte Ansicht vom »absteigenden Saft« ist daher, soweit sie die Richtung betrifft unzureichend, und



wir werden sogleich sehen, dass auch von einer »Saftbewegung« im älteren Sinne nicht wohl die Rede sein kann.

§ 102. **Die chemische Natur der durch die Gewebe fortgeleiteten Stoffe** ergiebt sich aus den in der vorigen Abhandlung dargelegten Thatsachen[1]: eiweissartige Substanzen, welche das Material zur Protoplasmabildung der neuen Organe, Kohlehydrate und Fette, welche das zur Zellhautbildung nöthige Material liefern, sind hier in erster Reihe zu nennen; daneben mögen andere Verbindungen, deren Beziehung zum Wachsthum unbekannt ist, dieselben Wege beschreiben und besonders die mineralischen Basen und Säuern werden sich an jenen Wanderungen betheiligen; da die Phosphorsäure ein wie es scheint unzertrennlicher Begleiter der Eiweissstoffe ist, das Kali ebenso mit der Stärkebildung in einer causalen Beziehung zu stehen scheint, so werden sie die Schicksale dieser theilen.

Wenn wir in den sich entleerenden Cotyledonen einer keimenden Bohne, in dem schwindenden Endosperm einer keimenden Graminee die dort abgelagerten Eiweissstoffe und Stärke abnehmen sehen, während solche in den wachsenden Wurzeltheilen, den sich bildenden Internodien und Blättern nach und nach die Zellen erfüllen, wenn wir von jenen Ablagerungsorten her die genannten Stoffe in bestimmten Zellenzügen während der ganzen Keimungszeit vorfinden und erst dann aus ihnen verschwinden sehen, wenn aus jenen Reservestoffbehältern nichts mehr zu holen ist, so folgt offenbar daraus, dass die genannten Stoffe, deren Zweck wir kennen, aus den Cotyledonen und Endospermen in die entfernteren Verbrauchsstätten hin wandern; ebenso findet man bei der keimenden Kartoffelknolle die in derselben aufgespeicherten Stoffe eiweissartiger Natur und Stärke in bestimmten Zellenschichten in ununterbrochener Folge bis hinauf zu den Knospen die Zellen erfüllend; wir wissen, dass die Knolle sich dabei entleert, dass die Stoffe, die wir in den Keimtrieben finden, nur aus der Knolle stammen können, dass sie beständig verbraucht werden, in der Blattknospe und den wachsenden Wurzeln; daraus folgt, dass sie in den die Verbindung zwischen diesen und der Knolle herstellenden Gewebeschichten auf Wanderung begriffen sind; es folgt, dass die Stoffe, die man in den verbindenden Geweben vorfindet, nicht ruhen, sondern in Bewegung begriffen sind, einer Bewegung, die durch Herstellung des Präparats natürlich unterbrochen wird und ohnehin wohl zu langsam ist, um auf irgend eine Weise sichtbar gemacht zu werden. Es liegt nicht der entfernteste Grund vor, daran zu zweifeln, dass die Molecüle der Eiweissstoffe und der Stärkekörnchen, die wir in den Enden der Keimtriebe und Keimwurzeln finden, dieselben Molecüle sind, die früher in den Cotyledonen, resp. Endospermen und Knollen lagen; sie haben nur ihren Ort verändert und die Eiweissstoffe und die Stärke, welche wir in den zwischenliegenden Zellenschichten finden, sind eben noch unterwegs, sie waren vorher in den Reservestoffbehältern und werden später in den fortwachsenden Knospen und Wurzelspitzen ankommen. — In solchen Fällen, wo die Cotyledonen, Endosperme oder Knollen fettes Oel enthalten, wird die Deutung der Vorgänge schwieriger,

1) Das Beobachtungsmaterial, auf welches sich die folgenden Angaben stützen, findet sich in meinen Abhandlungen über Keimung, über die Stoffe, welche das Material zur Bildung der Zellhäute liefern und über mikrochemische Reactionen, welche vorher schon mehrfach citirt wurden.



weil die Fette unterwegs sich in Stärke und Glycose umwandeln, zum Theil aber auch vielleicht in Form von fettem Oel selbst die Zellenschichten durchsetzen. Wenn man in den Spitzen der Keimwurzeln und in den sich streckenden Knospentheilen derartiger Keime, wie z. B. des Ricinus und des Kürbis Stärke und Zucker findet, so können dieselben nur aus den in den Reservestoffbehältern abgelagerten Verbindungen entstanden sein; da gleichzeitig in diesen das Fett abnimmt, so ist die einfachste Deutung die, dass das Fett der Cotyledonen oder resp. des Endosperms das Material dazu geliefert hat; dass also mit der Wanderung der organbildenden Verbindungen chemische Metamorphosen verbunden sind. Aber auch das fette Oel selbst scheint auf irgend eine Weise die Gewebe zu durchdringen und seinen Ort zu wechseln; zu dieser Ansicht führt die Wahrnehmung, dass zumal in den Wurzeln, wenn dieselben schon eine sehr bedeutende Volumenzunahme erfahren haben, so viel Oel zu finden ist, dass die Masse desselben vorher nicht darin kann enthalten gewesen sein; es geht dies schon aus der mikrochemischen Untersuchung hervor und wird durch die Analysen von Peters (s. die vorige Abhandlung) bestätigt; die dort in der 2. Tabelle aufgestellten Zahlen zeigen, dass die absolute Quantität des fetten Oels in der Keimwurzel von dem Beginn der Keimung bis zu deren Ende beständig zunimmt, obgleich ein beständiger Verbrauch dieses Stoffes zur Bildung von Stärke und Zucker stattfindet; auf eine ähnliche Erscheinung habe ich bei den keimenden Zwiebelsamen aufmerksam gemacht. Mag man indessen diese Deutung bestreiten, so bleibt doch das eine gewiss, dass auch bei denjenigen Keimungen, wo fette Oele als stickstofffreie Reservenahrung abgelagert sind, Stärke und Zucker in einer solchen Vertheilung innerhalb der Keimgewebe sich vorfinden, dass man sie als auf Wanderung begriffen betrachten muss, während ihre Entstehung nur aus dem fetten Oel abgeleitet werden kann. — Aehnliche Verwickelungen machen sich bei der Wanderung der stickstofffreien Reservestoffe in solchen Fällen geltend, wo dieselben in Form von Rohrzucker oder von Inulin abgelagert sind. Bei der austreibenden Runkelrübe, welche im ruhenden Zustand keine Spur von Stärke enthält, erfüllen sich die jungen Blätter und das Stammparenchym mit Stärkekörnern, die später bei der Ausbildung der Zellen wieder schwinden; diese Stärke kann nur aus dem Rohrzucker des Rübenparenchyms entstanden sein; mit der Wanderung der Reservesubstanz ist also auch hier eine chemische Metamorphose verbunden. Ebenso bildet sich bei dem Austrieb der Dahlienknollen in den Knospen Stärke, die in den sich streckenden Theilen unter Glycosebildung verschwindet, indem das Inulin des Knollengewebes abnimmt und endlich erschöpft wird; die Molecüle der Stärke und des Zuckers, die sich in den Knospentheilen entfernt von den Knollen vorfinden, sind dieselben, aber chemisch veränderten Molecüle, welche früher in den Knollen in Form von Inulin vorhanden waren. — Die Molecüle des Zellstoffs, der im Endosperm der Dattel dicke Zellenwände darstellt, zerstreuen sich bei der Keimung, sie gehen in das Saugorgan des Keims über und erscheinen hier als Glycose wieder; schon in diesem Gewebe bildet sich Stärke, noch vielmehr in den entfernten Theilen der Knospe, wo sie alle parenchymatische Zellen erfüllt und man ist gezwungen anzunehmen, dass diese Stärke aus denselben nur chemisch veränderten Molecülen besteht, welche ursprünglich als Zellstoff im Endosperm lagen.

Aehnliche Verhältnisse, wie sie die keimenden Pflanzen darbieten, finden

wir in den grün belaubten wieder; sind mit dem Ende der Keimung die Nahrungsreservoire erschöpft, so treten die assimilirenden Blätter an deren Stelle, nur mit dem Unterschiede, dass sie die Bildungsstoffe nicht bloss enthalten, sondern dass sie dieselben beständig neubilden; so wie für den Keimspross die einzige Bezugsquelle seiner organbildenden Verbindungen im Endosperm, den Cotyledonen, den Knollen u. s. w. liegt, so finden die Knospen und Wurzeln einer belaubten Pflanze (nach vollendeter Keimung) keine andere Bezugsquelle für ihre Baustoffe, als die grünen Blätter, weil diese (wo sie nicht durch andere chlorophyllhaltige Organe substituirt sind) die einzigen Organe sind, welche aus Kohlensäure, Wasser u. s. w. organische Verbindungen erzeugen können. Die Knospentheile und Wurzelspitzen vollbelaubter Pflanzen enthalten immer eiweissartige Substanz neben Stärke und Zucker, Verbindungen, die hier bestimmt nicht entstanden sind; aber von den Knospen aus lassen sich die Eiweissstoffe in einem Continuum von Schichten hinab verfolgen, in den Stamm und durch diesen in die Blätter, ebenso sind die stärkehaltigen Gewebe der Knospen und Wurzelspitzen durch stärkeführende Gewebezüge mit den laubtragenden Internodien verbunden, durch welche sie mit den stärkeführenden Parenchymschichten der Blattstiele und Blattnerven communiciren; nehmen wir nun noch hinzu, dass die Mesophyllzellen beständig Stärke erzeugen, so wird die Ansicht nicht mehr gewagt erscheinen, dass die hier erzeugte Stärke durch die Parenchymschichten der Nerven, Blattstiele und Internodien den Verbrauchsorten, Knospen und Wurzeln, so wie den Ablagerungsorten z. B. den Knollen und Rhizomen zuwandert. Auch bei diesen Translocationen können chemische Metamorphosen die Ortsbewegungen begleiten; wenigstens ist diese Annahme geeignet, die Vorgänge, wie die mikrochemische Beobachtung sie ergiebt, einfach begreiflich zu machen. So scheint die im Mesophyll der Blätter erzeugte Stärke bei ihrem Uebertritte in die Blattstiele der Runkelrübe sich in Glycose und bei ihrem Eintritte in das Rübenparenchym in Rohrzucker umzuwandeln; so scheint auch die in den Chlorophyllkörnern der Dahlien- und Topinamburblätter entstehende Stärke in den Stamm übergehend die Form von Inulin anzunehmen und als solches (z. Th. als Glycose) den Knollen abwärts zuzufliessen; bei dem Mais tritt das Assimilationsproduct der Blätter im Stamm als Stärke zumal im Anfange der Vegetation auf, später scheint diese sich in Rohr- und Traubenzucker z. Th. umzuwandeln, um endlich durch die Kolbenspindel sich in dem Endosperm der reifenden Körner wieder als Stärke niederzuschlagen. Das im Stengel der Laubmoose gewöhnliche Oel kann ebenso als aus der Stärke der assimilirenden Blätter gebildet und eingewandert betrachtet werden. Nach den früher citirten Angaben De Luca's würde in den Laubblättern des Olivenbaums Mannit erzeugt und den Blüthenknospen zugeführt, um sich in den reifenden Früchten in Oel zu verwandeln; ob hier Stärke im Chlorophyll der Blätter erzeugt wird, ist mir unbekannt; ich untersuchte sie im Winter von einem im Gewächshaus stehenden Baum, wo sie bestimmt keine enthielten; es wäre dies also ein ähnliches Verhalten wie bei der Küchenzwiebel, wo das grüne Gewebe der Blätter ebenfalls keine Stärke erzeugt, wo aber grosse Mengen von Glycose das Blattgewebe erfüllen und sich schliesslich in den Zwiebelschalen sammeln, um bei dem Austreiben der neuen Blätter auch in diese überzugehen.

Nach dem Allen ist kein Grund zu der Annahme vorhanden, dass, wie



Th. Hartig glaubt, in den assimilirenden Blättern eine Art chemisch unbestimmten Urschleims entstehe, ein »Bildungssaft« oder das »Organische auf seiner ersten noch flüssigen Stufe.« Diese Ansicht ist mit dem Zustande der heutigen organischen Chemie unverträglich und sie erscheint völlig überflüssig, wenn man den in den Laubblättern wirklich vorfindlichen Stoffen ihre Bedeutung, wie ich es thue, einräumt und zugleich annimmt, dass diese Stoffe, während sie in andere Theile der Pflanze übergehen, verschiedene Metamorphosen erleiden können, Metamorphosen, welche einerseits die Ergebnisse der mikrochemischen Forschung erklären, anderseits den Thatsachen der organischen Chemie ohnehin nicht fremd sind.

Schon H. v. Mohl nahm an, dass die in den Chlorophyllkörnern entstehende und von ihm daselbst zuerst entdeckte Stärke[1]) später in andere Organe übergeht. »Fragt man, sagt er, nach dem physiologischen Zweck, welchen die Natur durch diesen Absatz von Amylum in den Blättern erreicht, so möchte wohl darauf zu antworten sein, dass es eine Reservenahrung ist, dazu bestimmt, um bei den nur einmal blühenden Gewächsen zur Entwickelung der Frucht verwendet zu werden und um bei den ausdauernden, im Winter ihre Blätter verlierenden Gewächsen, im Herbst in den Stamm übergeführt und daselbst als Material niedergelegt zu werden, auf dessen Kosten sich im nächsten Frühjahr die Knospen entwickeln sollen. Bedenkt man, wie gross die Masse der Blätter eines Baumes ist und wie zahlreich in ihnen die Chlorophyllkörner sind, so erhellt, dass die Menge von Amylum, welche in ihnen enthalten ist, sehr beträchtlich sein muss« u. s. w. Wie aus meinen Darlegungen in der vorigen Abhandlung hervorgeht, nehme ich nicht blos eine einmalige, sondern eine beständige Auswanderung der Stärke aus den Blättern in den Stamm an, wofür ich die Gründe in § 90 und 91 angegeben habe. Auch Payen[2]) war der Ansicht, dass die Stärke nicht überall da ursprünglich entsteht, wo sie sich vorfindet, dass sie vielmehr innerhalb der Gewebe Translocationen erleidet. »Das Stärkemehl, sagt er, welches in den jungen Hülsen der Erbse und Saubohne sehr massenhaft enthalten ist, zu einer Zeit, wo es in den Samenknospen noch nicht existirt, geht schrittweise in diese über, wo sich beinahe die ganze Masse endlich in den Cotyledonen des Samens ansammelt.« Ebenso betrachtet er die in den Körnern des Maiskolbens aufgehäufte Stärke als aus der Spindel und den Hüllen übergegangen, während sie später wieder in die Keimtheile übertritt. Nägeli, dem es bei seinen grossartigen Arbeiten über die Stärke, nicht entgehen konnte, dass sie sich in derselben Pflanze nach und nach an verschiedenen Stellen vorfindet, der aber diesen Beziehungen sein Interesse weniger zuwandte, scheint eine Wanderung der Stärke in gleichem Sinne anzunehmen[3]). Th. Hartig[4]) dagegen glaubt, dass sein organischer Urschleim, der in den Blättern entsteht, und durch den Bastkörper fortgeführt werden soll, erst an den Ablagerungsorten in Stärke, Inulin, Klebermehl sich umwandle, eine Ansicht, die der Vertheilung dieser Stoffe in den Geweben vollkommen widerspricht.

§ 103. Die leitenden Gewebeformen. Von den Moosen aufwärts durch alle Classen des Pflanzenreichs sind wenigstens zwei Gewebeformen in jeder Pflanze zur Fortleitung der assimilirten, plastischen Stoffe bestimmt: die dünnwandigen gestreckten Zellen der Gefässbündel (Cambiform, Gitterzellen, Siebröhren) sind vorwiegend die Organe der Fortführung eiweissartiger Verbindungen; das Parenchym sowohl der Rinde als des Markes und zumal diejenigen

1) Mohl, Vermischte Schriften p. 360.
2) Payen: Sur l'amidon: Ann. des sc. nat. 1838. p. 212.
3) Nägeli: Stärkekörner p. 290.
4) Botanische Zeitg. 1862. p. 82, 83.

Schichten desselben, welche die Gefässbündel unmittelbar umgeben und begleiten, dient der Fortleitung der stickstofffreien Verbindungen, der Stärke, des Zuckers, des Inulins, der fetten Oele und der Säuren (so wie wahrscheinlich auch des Mannits). Zu diesen beiden Gewebeformen gesellt sich, wenn das Gefässbündel eine höhere Ausbildung erreicht, zunächst noch als dritte das Holz, dessen parenchymähnliche Elemente als Reservestoffbehälter für die Ruhezeiten der Vegetation dienen, und bei Wiederbeginn der Letzteren ihre wie es scheint überwiegend stickstofffreien Contenta den austreibenden Knospen zur Disposition stellen. Wo Milchsaftgefässe in den Pflanzen vorhanden sind, enthalten dieselben, soweit die Beobachtungen reichen, jederzeit eiweissartige Verbindungen neben Kohlehydraten und Fetten, denen hier eine freiere Bewegung zwischen den Orten der Assimilation, Aufspeicherung und denen des Verbrauchs gestattet ist.

Eine kritische Beleuchtung der hier einschlägigen neueren Literatur und Controversen habe ich in meiner Abhandlung »Ueber die Leitung der plastischen Stoffe durch verschiedene Gewebeformen« (Flora 1863. Nr. 3 ff.) zu geben versucht[1]; weniger als es damals geschah, lege ich gegenwärtig Gewicht auf die Ergebnisse des Ringschnitts bei Dicotylen mit compactem Holzkörper und halte dafür, dass die Kenntniss der Vertheilung der Stoffe in den Geweben, ihres Auftretens und Verschwindens aus gegebenen Zellen, ferner die Thatsache, dass (mit Ausnahme der chlorophyllhaltigen assimilirenden Zellen) die Stoffe, da wo wir sie finden nicht ursprünglich entstanden sind, sondern dorthin (wenn auch unter anderer chemischer Form) geleitet wurden, vollkommen hinreicht, um den Beweis dafür zu liefern, dass die oben genannten Gewebe als die Bahnen zu betrachten sind, durch welche die assimilirten Stoffe fortgeleitet werden. Die von mir vorgetragene Ansicht stimmt mit allen bekannten Thatsachen und setzt nichts voraus, als die Kenntniss der Vertheilung der Stoffe in den Geweben und eine richtige Ueberzeugung von den Fundamentalbedingungen der Assimilation. Die älteren Untersuchungen über den sogenannten »rückkehrenden« oder »absteigenden Saft« waren in ihren Folgerungen auf die dicotylen Holzpflanzen mit compactem Holzkörper beschränkt; die aus den Folgen der sogen. Ringelung erhaltenen Ergebnisse waren unbestimmt, weil mit der Unterbrechung der Rinde Gewebe verschiedenster Art in ihrer Function gestört wurden, und da man nicht wusste, welche Zellenformen der Rinde der Fortleitung dienten, so konnte man auch keinen Schluss auf andere Pflanzen machen, bei denen zwar die gleichnamigen Zellformen, aber nicht in derselben Lagerung wie in der Rinde der dicotylen Holzpflanzen vorkommen. Zum ersten Male wurde eine bestimmte Gewebeform als ein mit der Fortleitung assimilirter Stoffe beschäftigtes Organ bezeichnet, als H. v. Mohl[2]) die Ansicht aussprach, es möchten die dünnwandigen Elementarorgane der Gefässbündel (die vasa propria der Monocotylen, die Siebzellen Hartig's, die Gitterzellen Mohl's) den »absteigenden Nahrungssaft« fortleiten; in Uebereinstimmung damit fand er es, dass dieselben »reich an schleimigen Substanzen und Proteinverbindungen sind.« Caspary[3]) machte zuerst darauf aufmerksam, dass bei vielen Phanerogamen an Stelle der vasa propria oder Gitterzellen blos glattwandige gestreckte Zellen vorhanden sind (er nennt eine Reihe Wasserpflanzen), deren

1) Eine den alten Anschauungen mehr conforme, den Uebergang zu meinen jetzigen Ansichten bildende Darstellung der Thatsachen, zumal mit Berücksichtigung der Literatur des »Ringschnittes« habe ich in meinen »Beobachtungen und Ansichten über den absteigenden Saft« (in Nördlinger's kritischen Blättern 45. Bd. I. Heft 1862) gegeben. Eine gute Zusammenstellung der Literatur enthält ausser den unten zu nennenden eigenen Beobachtungen Hanstein's dessen Abh. »Versuche über die Leitung des Saftes durch die Rinde« in den Jahrb. f. wiss. Bot. II. 1860.

2) H. v. Mohl: Bot. Zeitg. 1855. p. 897.

3) Caspary: Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. I. p. 381.



Inhalt aus »Proteinstoffen« besteht; ihrer Längsdehnung wegen hielt er sie für besonders geeignet zur Leitung jener Stoffe, die sicher nicht an Ort und Stelle in ihnen bereitet würden und er finde daher die »Hypothese« von Mohl's bestätigt, wonach jene Zellen dem System des absteigenden Saftes angehören; und in diesem Sinne belege er sie mit dem Namen »Leitzellen«. Ich habe dann diesen Namen für alle homologen Gebilde adoptirt und ihn in einer Reihe von Arbeiten gebraucht. Leider hat Caspary ohne irgend einen passenden Grund dasselbe Wort später für die Gefässbündel einzuführen gesucht[1]) (die ohnehin schon den Namen Fibrovasalstränge von Nägeli erhalten haben), so dass nun das Wort »Leitzellen« im Caspary'schen Sinne nur ein überflüssiges Synonym für das längst eingebürgerte »Gefässbündel« geworden ist. Da ich eine Polemik über Worte für unerspriesslich halte, die neue auch sonst überflüssige Caspary'sche Nomenclatur aber nothwendig zu Verwechselungen führen müsste, wenn man die Gitterzellen, Siebröhren und homologen dünnwandigen Zellen des Gefässbündels noch länger als Leitzellen bezeichnen wollte, so verlasse ich von nun an den Gebrauch dieses schlecht behandelten Wortes ganz und brauche dafür die mehr ins Einzelne gehenden Bezeichnungen Cambiform (Nägeli), Gitterzellen (Mohl), Siebröhren (Hartig)[2]).

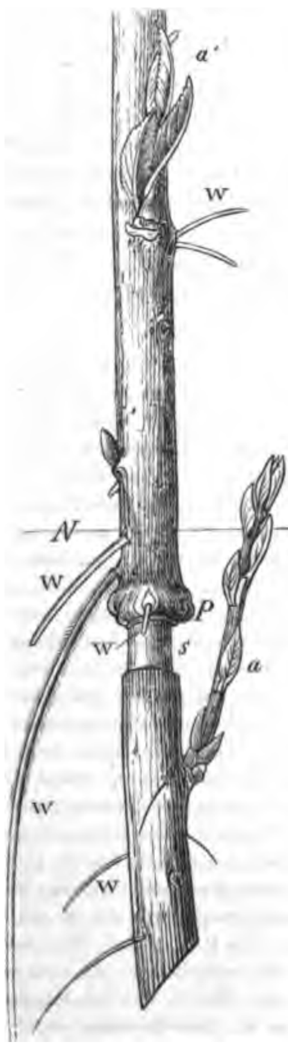


Fig. 41.

Johannes Hanstein suchte zuerst auf experimentellem Wege den Beweis herzustellen, dass die fraglichen Gewebeformen der Leitung des »plastischen Saftes« dienen[3]). Als er abgeschnittenen Zweigen sehr verschiedener Dicotylen Rindenringe oberhalb der Schnittwunde wegnahm, so trat je nach dem anatomischen Bau der Internodien ein sehr verschiedenes Verhalten bezüglich der Neubildungen ein. Bei denjenigen Arten, welche innerhalb des Markes keine zerstreuten Gefässbündel und keine Cambiform- oder Gitter- oder Siebzellen besitzen, unterblieb die Wurzelbildung am unteren Schnittende ganz oder es traten nur unbedeutende Wurzelbildungen, der Grösse des isolirten Rindenstückes entsprechend daran hervor, während oberhalb des Ringschnittes (*S*) eine kräftige Bewurzelung eintrat, wie in der beistehenden Fig. 41 (wo *N* das Niveau des Wassers bedeutet, in welchem der Zweig stand)[4]). Daraus folgte, dass in solchen Fällen die zur Wurzelbildung nöthigen Stoffe auf ihrem Wege abwärts durch die alleinige Unterbrechung der Rinde aufgehalten werden, dass also das leitende Gewebe in

1) Caspary (Monatsberichte der k. Akad. der Wiss. zu Berlin 10. Juli 1862) will seinen neuen Sprachgebrauch dadurch empfehlen, dass die Gefässe auch etwas »leiten«, nämlich Gase; was aber leiten dann die ebenfalls zum »Leitbündel« gehörigen Bastprosenchymzellen; und warum soll man nun nicht auch die Parenchymzellen zum »Leitbündel« Caspary's rechnen, da sie doch auch verschiedene Stoffe leiten.

2) Vielleicht würde es sich empfehlen, dieselben als »schleimführende Zellen« zusammenzufassen.

3) Jahrb. für wiss. Bot. II. und: Die Milchsaftgefässe u. s. w. Berlin 1864. p. 56 ff.

4) Der Wulst *P* ist hier nicht Folge einer vermehrten Holzbildung, sondern durch einen Kranz von Wurzelanlagen bewirkt, die meist noch in der Rinde verborgen sind.

dieser zu suchen sei. Ein ganz anderes Resultat ergab der Versuch bei solchen Zweigen, in deren Internodien innerhalb des Markes Gefässbündel verlaufen, wie bei Piper medium, Peperomia blanda, Mirabilis Jalappa, Amaranthus sanguineus; in diesen Fällen wurde der absteigende zur Wurzelbildung nöthige Saft durch die Ringelung der Rinde nicht aufgehalten, die Bewurzelung trat unterhalb der Ringwunde reichlich ein, oberhalb derselben nicht oder nur unbedeutend. Die Abwärtsleitung der zur Wurzelbildung nöthigen Stoffe musste in diesem Falle durch die markständigen Gefässbündel stattgefunden haben. Zu einem ganz entsprechenden Resultat führte der Versuch mit Monocotylen: Dracaena purpurea, Philodendron, Stenotaphrium glaucum, Tradescantia Selloi. Noch genauere Auskunft gaben aber dieselben Versuche mit Zweigen von Nerium Oleander, Cestrum nocturnum, Solanum Dulcamara, Vinca minor und Hoya carnosa. Bei diesen Pflanzen nämlich liegen im Mark nicht vollständige Gefässbündel, sondern Stränge von Cambiform- oder Gitterzellen; auch hier bildeten sich die Wurzeln unterhalb der Rindenunterbrechung. Die Zuleitung der wurzelbildenden Stoffe hing also offenbar von den Cambiform- und Gitterzellen ab, und da dies für die markständigen Stränge gilt, so wird es auch für die rindenständigen gelten, d. h. wenn bei den Zweigen ohne markständige Stränge die Rindenunterbrechung den Zustrom der Stoffe hindert, so ist dies durch die Unterbrechung der Cambiform- und Gitterzellen bedingt. Hanstein sprach sich nun in der genannten Arbeit dahin aus, dass diese Gewebeform überhaupt die einzige sei, welche für die Zuleitung der Bildungsstoffe in Betracht kommt, und dass das Parenchym an der Leitung nicht betheiligt sei. — In meiner genannten Abhandlung Flora 1863 (p. 41 ff.) sprach ich mich gegen diese Folgerung aus; ich führte an, dass wenn jene strangförmig angeordneten Zellen die alleinigen Organe der Fortleitung assimilirter Stoffe wären, man in ihnen nicht blos eiweissartigen Schleim sondern auch Stärke finden müsste; denn mit demselben Recht, wonach Mohl und Hanstein aus der Gegenwart der stickstoffhaltigen Substanz auf deren Fortleitung in jenen Zellen schlossen, müsse man auch die anderen Stoffe, auf deren Fortleitung es ankommt, in ihnen nachweisen können, wenn sie die einzigen Leitorgane sind. Allein in jenen Zellensträngen findet sich nur ausnahmsweise und in sehr geringer Menge Stärke neben der eiweissartigen Substanz, während gewisse Parenchymschichten jeder Zeit grössere Mengen von Stärke enthalten und so gut, als der stickstoffhaltige Schleim der Cambiformstränge als auf Wanderung begriffen anzusehen sei, ebenso müsse dies für die Stärke in den umliegenden Parenchymschichten gelten. Als allgemeines Princip machte ich geltend, dass zur Organbildung, also im vorliegenden Fall zur Wurzelproduction jederzeit zweierlei Substanzen nöthig sind: eine stickstofflose (Stärke, Zucker, Fett, Inulin) und eine stickstoffhaltige, eiweissartige. Da nun die Cambiformstränge im Mark von Nerium und Solanum nur die letztern führen, so musste bei den Experimenten Hanstein's noch ein anderes Gewebe gleichzeitig mitwirken und sich an der Fortleitung organbildender Stoffe betheiligen: in der That führt nun auch das Markparenchym der letztgenannten Pflanzen, zumal in der Umgebung jener Stränge reichlich Stärke. Die Deutung der so lehrreichen Hanstein'schen Versuche ist also die: wenn im Mark keine Cambiform-, Gitter-, Siebzellen verlaufen, so unterbleibt die Wurzelbildung unterhalb der Ringelung, weil es alsdann an einer Zuleitung eiweissartiger Substanzen daselbst fehlt; sind solche Zellen aber im Mark vorhanden, so ist die Wurzelbildung unterhalb der Wunde nicht blos die Folge der Zuleitung der eiweissartigen Stoffe durch jene, sondern gleichzeitig der Stärkeleitung im umliegenden Parenchym. Da bei den Dicotylen ohne markständige Bündel jede Unterbrechung der Rinde bis zum Holz gleichzeitig die stärkeführenden Parenchymzellen und die eiweissstoffführenden Cambiform- und Siebzellen trifft, so wird in diesem Falle die Zuleitung beider Stoffe unterbrochen, und die Folgen der Ringelung lehren daher nichts über die specielle Bedeutung beider Gewebe für die Stoffleitung. Das wichtige Ergebniss der Hanstein'schen Versuche war also der experimentelle Nachweis, dass die Cambiform- und ähnlichen Stränge nothwendig mitwirken müssen, wenn es darauf ankommt, die ganze Nährsubstanz für den Aufbau der Wurzeln hinabzuleiten. Das Parenchym enthält die eine Art, die strangförmig angeordneten dünnwandigen Gewebe die andere Art von plastischen Stoffen, die sich gegen-



seitig ergänzen; wo eines von beiden fehlt, da hört auch der Effect des anderen auf. Wenn nach den Versuchen Knight's die Ringelung am Stamm der Kartoffel die Knollenbildung unterhalb nicht ganz aufhebt, so folgt nicht, dass die Cambiformstränge des Markes allein die Bildungsstoffe hinabführen, sondern dass sie einen oder einige der unentbehrlichen Stoffe enthalten, während die anderen (hier Stärke und Glycose) durch die Parenchymschichten des Markes hinabgehen. Dasselbe gilt ganz allgemein von den Monocotylen. Wenn in dem Kolben von Zea Mais sich grosse Mengen von Stärke und von Eiweissstoffen gleichzeitig ansammeln, wenn man um diese Zeit in den Gitterzellen der Gefässbündel des Stammes nur die letzteren wahrnimmt, die sie begleitenden Parenchymschichten aber mit Stärke und Zucker erfüllt sind und so stärkeführende Züge von den Assimilationsorganen durch die Internodien bis zu den Ablagerungsorten im Kolben darstellen, so ist die einfachste Deutung dieser Thatsache durch die so nahe liegende Annahme gegeben, dass die Gefässbündel in ihren Gitterzellen Eiweissstoffe, die Parenchymschichten Kohlehydrate dem Kolben zuführen; so wie aus den älteren Theilen der Gitterzellenstränge im Stamm mit zunehmender Reife des Kolbens die Eiweissstoffe schwinden, so schwindet auch die Stärke aus dem umliegenden Parenchym der älteren Theile, wenn sie im Kolben sich endlich gesammelt hat. — Wenn man es für eine der Stoffleitung günstige Einrichtung hält, dass die Gefässbündel und in ihnen die eiweissführenden Zellenstränge in der ganzen Pflanze continuirlich zusammenhängen, so gilt dies nicht minder von den Parenchymschichten[1]).

In allen Fällen (Flora 1868. p. 51), wo wir Stärke, Zucker, Fett, Inulin u. s. w. in Parenchymzellen vorfinden, welche um mehrere Zellenschichten von den Cambiform-, Gitter- und Siebzellen entfernt sind, müssen wir nothwendig eine Durchwanderung des Parenchyms annehmen, auch unter der Voraussetzung, dass die Stoffe erst in den Cambiformzellen in die betreffende Gegend gewandert sind, um sich dann im Parenchym als Stärke u. s. w. abzuscheiden. Entweder müsste, wenn wir diese Hypothese festhalten, der supponirte Universalbildungssaft der Leitzellen selbst quer durch das Parenchym wandern, um sich dort in Stärke, Zucker u. s. w. zu verwandeln, oder es müssten diese Stoffe sich gewissermaassen aus dem Saft der schleimführenden Zellenstränge herauslösen, und durch das Parenchym in die entfernteren Schichten desselben übergehen, wo wir sie wirklich vorfinden. In beiden Fällen, die ihrerseits nothwendige Consequenzen der Annahme sind, dass das Parenchym nicht leitet, sind wir gezwungen dem Parenchym diese Eigenschaft doch zuzusprechen. Denken wir uns eine Parenchymzelle mit Stärke erfüllt, und durch 10 andere Parenchymzellen von dem Gefässbündel entfernt, so muss doch, wenn wir dem Letzteren die Leitung allein übertragen hatten, das stärkebildende Material aus ihm heraus und durch 9 Parenchymzellen gewandert sein, um sich in der 10. niederzuschlagen; alsdann sind aber auch die schleimführenden Zellen der Gefässbündel nicht mehr die einzigen Wege des Transports. Wollte man diesen nun etwa die Leitung der Länge nach allein übertragen und die im Parenchym befindlichen Kohlehydrate so auffassen, als ob sie quer aus jenen heraus getreten seien, nicht aber in der Längsrichtung im Parenchym sich fortbewegen könnten, so würde man in die wunderlichsten Verwickelungen gerathen. Im Keimtrieb der Kartoffelknolle, in den Internodien der keimenden Bohne, ebenso in den wachsenden Trieben des Oleanders, dem Stamm der Maispflanze u. s. w. bilden die stärkeführenden Parenchymschichten, welche die Gefässbündel begleiten continuirliche Züge; nach jener Hypothese müsste die Stärke in diesen Zellen also jedesmal quer aus dem Gefässbündel in sie eingetreten

---

1) Die Cambiform-, Gitter- und Siebröhren scheinen nur zu solchen Zeiten zur Fortleitung von Stärke (und Zucker?) nebenbei mit benutzt zu werden, wo grosse Quantitäten derselben binnen kurzer Zeit fortzuführen sind: so fand ich in den Blattstielen von Aesculus Hippocastanum, Morus alba, Vitis vinifera im October bei der Entleerung der Blätter ziemlich namhafte Mengen feinkörniger Stärke in jenen Gewebeformen, während sie im Parenchym allerdings in grösserer Menge auftrat. Bei Dahlia und Helianthus tuberosus findet sich in den grossen Siebröhren gewöhnlich ein wenig Stärke, welche dem dicken Schleim einverleibt ist.

sein, und um weiter in der Längsrichtung fortgeschafft zu werden, müsste sie wieder quer zurück ins Gefässbündel und in diesem (wo sie nicht nachzuweisan ist) eine Strecke weiter wandern. — So führt die Ansicht, dass die schleimführenden Zellen mit alkalischem Inhalt (Cambiform, Gitter-, Siebzellen der Gefässbündel) die einzigen Leitorgane seien, zu ihrem eigenen Gegentheil und zu Verwickelungen, wenn man sie consequent anzuwenden sucht. Alles was hier beispielsweise von der Stärke gesagt wurde, gilt vom Zucker, Inulin und Fett ebenfalls[1]).

Wenn nun nach allen bisherigen Betrachtungen die Fortleitung der bildungsfähigen Stoffe durch zweierlei Gewebeformen, der stickstoffhaltigen durch die schleimführenden Zellen der Gefässbündel, der stickstofffreien durch das Parenchym, gesichert erscheint, so soll damit keineswegs behauptet sein, dass diese Sonderung für alle Fälle aufs Strengste durchgeführt sei: die Parenchymzellen enthalten eiweissartige Stoffe, die ihnen zugeführt sind, die gelegentlich aus ihnen auch verschwinden; ebenso, wie aus den genannten Beispielen erhellt, führen die schleimhaltigen Zellenstränge der Fibrovasalbündel oft kleine Mengen von Stärke, in älteren Theilen wie es scheint (Mais) zuweilen Zucker; demnach ist jene Theilung der Arbeit so aufzufassen, dass die Fortführung der eiweissartigen Stoffe wenn auch nicht ausschliesslich, doch sehr überwiegend den schleimführenden Zellen (Cambiform, Gitter-, Siebgewebe), dass ebenso die Fortleitung der Stärke, des Zuckers, des Inulins den Parenchymzellen zwar nicht ausschliesslich, aber ganz überwiegend übertragen ist.

Die Bedeutung des Holzes als eines leitenden Gewebes für assimilirte Stoffe kann natürlich nur für Holzpflanzen in Betracht kommen. Bewiesen wird diese Function des Holzkörpers einerseits durch die Thatsache, dass er in ausdauernden Gewächsen vor jeder Ruheperiode sich mit assimilirten Stoffen wie Stärke[2]), Rohrzucker (Ahorne) füllt, was nur dadurch geschehen kann, dass diese Stoffe in die Holzzellen hineingeleitet werden, da sie hier durch Assimilation unmöglich entstehen können; ebenso beweist das Verschwinden dieser Reservestoffe bei dem Frühjahrstrieb der Bäume ihre Fortführung. Dass die letztere wirklich durch den Holzkörper selbst stattfindet, wird durch die Beobachtung Hartig's dargethan, dass die Wegnahme eines breiten Rindenringes bis auf das Holz bei dicotylen Stämmen, das Verschwinden der Reservestoffe unterhalb der Wunde nicht hindert; sie werden offenbar durch den entblössten Holzkörper aufwärts geführt. Hartig[3]) sagt: »In allen vor dem 30. Juni geringelten Bäumen war der reiche Stärkemehlgehalt in Wurzel und unteren Schafttheilen (unterhalb der Entrindung) vollkommen verschwunden. Da die Wurzeln und Stöcke zu derselben Zeit gefällter Bäume ihren Gehalt an Winterstärkemehl nicht verlieren, (den Fall ausgenommen, in welchem ein kräftiger Wiederausschlag sich entwickelt), so darf man daraus folgern, dass an den geringelten Bäumen die im aufsteigenden Rohsaft gelösten und in secundären Bildungssaft umgewandelten Reservestoffe durch den geringelten Holzcylinder hindurch mit dem aufsteigenden Frühsaft den oberen Baumtheilen zugeführt und auf den Zuwachs derselben verwendet wurden.« Schon die mikroskopische Beobachtung zeigt, dass die mit Reservestoffen erfüllten Holzzellen nur wenig eiweissartige Substanz enthalten, ebenso enthalten die aus dem Holz ausfliessenden Frühjahrssäfte nur geringe Mengen davon; es scheint daher der Holzkörper gleich dem Parenchym wesentlich den stickstofffreien Verbindungen bestimmt zu sein. Damit stimmen auch einige Versuche Hanstein's überein, insofern sie zeigen, dass der durch den Holzkörper allein zugeleitete Saft nicht hinreicht, die Zweige zu ernähren, dass dabei der Saft der inneren Rinde (der schleimführen-

1) Einer weiteren Berücksichtigung der Hartig'schen Theorie der »Saftbewegung« glaube ich mich hier entheben zu dürfen, da ich dieselbe in der Flora 1863. p. 54 ff. widerlegt habe und alles bisher Beigebrachte gegen ihn spricht.

2) Carl Sanio: Untersuchungen über die im Winter stärkeführenden Zellen des Holzkörpers dicotyler Holzgewächse. Halle 1858.

3) Hartig, Bot. Zeitg. 1858. p. 338.

den Zellen des Cambiform- und Gittergewebes), der sich durch seinen Eiweissgehalt auszeichnet, mitwirken muss. »Nimmt man[1]) jungen Zweigen einen Rindenring, bevor sie im Frühjahr ihre Knospen entwickelt haben, so wachsen diejenigen Knospen unmittelbar unter der Wunde stärker, als die unmittelbar über derselben. Bringt man aber die Ringwunde sehr nahe (1—2 Zoll) unter der Spitze des Zweiges an, so sterben die Knospen über derselben bald nach dem Austrieb wieder ab, ohne zur Entwickelung zu gelangen. — Daraus erhellt: dass selbst derjenige Saft, der im Frühjahr im Holzkörper aufsteigt, und welcher in der von der Wurzel aufgenommenen rohen Flüssigkeit zugleich die wieder gelösten Nahrungsstoffe, die im Holzkörper abgelagert waren, aufwärts führt, doch nicht ausreicht, die jungen Triebe zur Ausbildung zu bringen; dass vielmehr hiezu abermals ein Saft nöthig ist, der auch um diese Zeit nur in der Rinde enthalten ist, daher nur aus den unteren Theilen der Rinde ergänzt werden, und nur durch diese selbst seinen Weg zu den Verbrauchsstätten in den wachsenden Knospen finden kann, nach welchen er jetzt also vorzugsweise aufwärts bewegt wird«; und ferner »ja es stellt sich zumal aus den letzten (genannten) Versuchen heraus, dass auch ein Gehalt von Zucker, Gummi (?) oder überhaupt von stärkeartigen Stoffen, wie ihn der Holzsaft im Frühjahr führt, denselben noch nicht zu Neubildungen befähigt. Man kann kaum zweifeln, dass das Material, welches die Rinde hierzu beisteuern muss, der proteinhaltige Saft sei, der die Zellen der inneren Rinde reichlich erfüllt, aber niemals in den fertigen saftleitenden Holzzellen in erheblicher Menge zu finden ist. Zum ersten Austrieb der Knospen ist genug von diesen Stoffen im Parenchym dicht unter denselben vorräthig.«

Die Bedeutung der Milchsaftgefässe[2]) und der ihnen morphologisch verwandten Gebilde (Schlauchgefässe Hanstein's) für die Fortleitung bildungsfähiger assimilirter Stoffe kann nicht geleugnet werden, sobald man weiss, dass sie solche enthalten, und dass sie offene Communicationswege zwischen den Orten der Ablagerung und Assimilation einerseits und den Verbrauchsstätten anderseits herstellen. Dass dabei nicht weiter an eine continuirliche Strömung ihres Inhalts, wie sie von Schulz angenommen, von Mohl schlagend widerlegt wurde, zu denken ist, braucht hier kaum berührt zu werden. Wenn die Milchsaftgefässe ausser Eiweissstoffen, Kohlehydraten und Fetten auch Auswurfsstoffe wie Kautschuk, Gerbstoffe u. s. w. enthalten, so hindert dies keineswegs die Annahme, dass jene für die Pflanze werthvollen Verbindungen dennoch in ihnen den Verbrauchsorten zufliessen.

Nach Boussingault[3]) coagulirt der Milchsaft von Carica Papaya an der Luft und enthält eine dem Fibrin ähnliche stickstoffhaltige Materie in ansehnlicher Menge, ausser dem Zucker (ferner Wachs und Harz). Der Saft von Galactodendron dulce ähnelt der Kuhmilch, gerinnt aber nicht durch Säuren, beim Erwärmen bildet er oben Häute und hinterlässt nach dem Verdampfen eine dem Fibrin ähnliche Substanz mit Oeltropfen, ein bei 60° C. schmelzendes Fett (ausserdem die gewöhnlichen Aschenbestandtheile und freie Säure). Der leicht gelbe, saure giftige Milchsaft von Hura crepitans giebt mit Mineralsäuren einen weissen klebrigen Niederschlag, und liefert die Producte der Fäulniss des Käsestoffs, enthält ein blasenziehendes Oel (ausserdem äpfelsaures Kali und Kalk, Salpeter). Weiss und Wiesner[4]) fanden in

---

1) J. Hanstein: Die Milchsaftgefässe u. s. w. Berlin 1864. p. 55.

2) Wenn den Milchsaftgefässen aus dem Blattgewebe und vielleicht dem Parenchym und dem schleimführenden Gewebe der Gefässbündel Eiweissstoffe, Kohlehydrate und Fette zufliessen, und wenn sie diese Stoffe den Knospen, wo sie verbraucht werden, zuführen, so können sie gleichzeitig auch die Nebenproducte des Stoffwechsels aufnehmen, Kautschuk, Wachs, Harz, die keine weitere Verwendung finden; die nahrhaften Bildungsstoffe werden sich, wenn der Verbrauch schnell stattfindet, nicht sehr anhäufen, selbst abnehmen können; die Nebenproducte aber werden, weil sie sich beständig bilden und nicht verbraucht werden, sich anhäufen müssen. Aus ihrer Gegenwart ist also kein Beweis gegen die hier angenommene Bedeutung der Milchsaftgefässe zu führen.

3) Boussingault, Die Landwirthschaft. I. p. 78.

4) Bot. Zeitg. 1862. p. 125.

dem an der Luft von selbst coagulirenden Milchsaft von Euphorbia platyphyllos nicht weniger als 2,02 Proc. ungelöstes und 0,51 Proc. gelöstes Eiweiss, Stärke, 1,33 Proc. Fett, 6,41 Proc. Zucker und Extractivstoffe (neben 2,15 Proc. Gummi, 8,12 Proc. Harz, 1,51 Proc. Asche)[1]. Faivre[2]) hat durch geschickt eingeleitete Versuche constatirt, dass der Milchsaft von Ficus elastica durch die Blätter erzeugt wird, und für die Entwickelung der Knospen unerlässlich ist. Nach dem Abschneiden aller Blätter und Knospen treiben neue Knospen, wobei der Milchsaft in eine helle Lymphe sich umwandelt, deren wässeriges Aussehen Armuth an Körnchen und coagulirender Substanz zeigt, dass die in ihm enthaltenen Stoffe bei der Neubildung der Triebe verbraucht, aber durch die fehlenden Blätter nicht wieder ersetzt werden. Diese Versuche zeigen auch, dass der Milchsaft durch die Mitte und Peripherie des Stammes sowohl aufwärts als abwärts Stoffe fortleitet. — Bei Ipomaea purpurea, deren Blätter mit dem unteren Stammtheil am Licht sich befanden und den in's Finstere geleiteten Blüthenspross ernährten, fand ich den Milchsaft des ersteren weiss und milchig, den der etiolirten Organe wässerig, offenbar war sein Stoffgehalt hier erschöpft durch die Abgabe von Stoffen an die nicht assimilirenden etiolirten Organe[3]).

Sowie die Stärke und andere im Zellgewebe eingeschlossene Bildungsstoffe sich nach und nach den Neubildungsherden zuziehen und die älteren productionslosen Theile der Pflanze verlassen, so scheinen es auch die Milchsäfte zu machen; Göppert giebt nach fremden und eigenen Beobachtungen an[4]), dass im Spätherbst an den meisten einjährigen Euphorbien und an manchen mehrjährigen nur noch in den äusseren Strahlen der Dolde und den Blüthen selbst, sowie an den Laubsprossen nur in den jüngsten Blättern Milchsaft enthalten war. So verschwindet der Milchsaft nach Bernhardi ebenfalls aus den alten Stammtheilen von Asclepias, wenn er in den jungen Zweigen noch zu finden ist.

In ähnlicher Weise verschwindet auch der eiweissartige Stoff aus den schleimführenden Zellen der Gefässbündel in älteren erschöpften Vegetationsorganen. — Schon Nägeli[5]) sprach sich bei Gelegenheit seiner Untersuchung über die Siebröhren von Cucurbita dahin aus, dass diese gleich den Milchsaftgefässen ihre physiologische Bedeutung darin finden, dass durch sie die Pflanze auf lange Strecken hin unlösliche Stoffe mit Leichtigkeit transportiren kann, und dass zeitweise Strömungen, welche durch mechanische Anstösse stattfinden, die bewegenden Kräfte dabei hergeben. J. Hanstein, dem wir gegenwärtig die genaueste anatomische Arbeit[6]) über die Milchsaftgefässe verdanken, vergleicht ihre Function ebenfalls mit der der Siebröhren. »Die Siebröhren, sagt er, erscheinen erst im secundären System des Pflanzenstengels, während die Milchsaftgefässe und Schlauchgefässe schon viel früher im primären Parenchym auftreten. In dieser ersten Zeit führen die Milchsaftgefässe noch keinen Milchsaft, die Schlauchgefässe aber zeigen eine lebhafte Thätigkeit in Abscheidung zahlreicher Raphiden, die wir als Secrete, die beim Assimilationsprocess ausgeschieden werden, betrachten. Somit liegt der Gedanke sehr nahe, dass in diesem Jugendzustand des Stengels wohl Milchsaft- und Schlauchgefässe die Leitung des Bildungssaftes in dem lebhaft wachsenden jungen Zellgewebe übernehmen, welches sie durchziehen, bevor die Siebröhren in Function treten können. Und in diesem Dienst mögen die Schlauchgefässe wohl auch später noch in den Pflanzen, wo sie vorkommen, die Siebröhren unterstützen, da man in ihnen fast immer nur klaren Saft sieht, der aber durch Reagentien gerinnt. Auch bilden sie so weite und bequeme Canäle zwischen dem athmenden Zellgewebe der Blätter und den ent-

1) Auch Karsten (Pogg. Ann. 1860. p. 516) giebt im Milchsaft von Jatropha Curcas neben Gerbstoff einen Eiweisskörper und einen der »Cellulosenreihe« angehörigen Stoff an.

2) Faivre, Comptes rendus. 1864. LVIII. p. 959 ff.

3) Vergl. die gedankenlosen Angaben von Lestiboudois über die Quantität und Dicke des Milchsafts aus verschiedenen Theilen derselben Pflanze: Comptes rendus 1863. LVI. p. 421.

4) Göppert, Wärmeentwickelung 1830. p. 14.

5) Botanische Mittheilungen: Sitzungsber. d. k. bayer. Akad. d. Wiss. 1861.

6) Hanstein, Die Milchsaftgefässe. 1864. p. 59.

fernten Theilen des Stammes und der Wurzel, und zeigen überdies zuweilen in ihren unteren Enden selbst Milchsaft, und in der Nähe derselben Anhäufungen von Krystallen.« »Dagegen dienen die Milchsaftgefässe, sagt Hanstein, im Alter diesem Zwecke nicht. Vielmehr ist die Meinung Trécul's, dass der Milchsaft eine Art Reservenährstoff sei, der nach Erforderniss wieder verwendbar wird, sicher die richtige.«

§ 104. Die Richtung, in welcher jedes einzelne der leitenden Gewebe den ihm anvertrauten Stoffen den Durchgang gestattet, scheint von dem Bau des Gewebes weniger abzuhängen, als vielmehr von dem Umstand, welche Bewegungsrichtung durch die gegenseitige Lage der Verbrauchs- und Ablagerungs- oder Erzeugungsorte verlangt und gegeben wird. Wenn aus den in dem vorigen Paragraphen angeführten Thatsachen hervorgeht, dass der schleimhaltige Zellenstrang der Gefässbündel die Eiweissstoffe, das Parenchym die Kohlehydrate fortleitet, so folgt auch sofort, dass in jedem dieser Gewebe die genannten Stoffe aufwärts und abwärts sich bewegen können; bei einer keimenden Bohne z. B. müssen sie von den Cotyledonen aus aufwärts zu den ersten Blättern aufsteigen, wenn diese sich entfalten; das schleimführende Gewebe der Gefässbündel im jungen Blattstiel führt offenbar, so lange das Blatt noch Nährstoffe aus den Cotyledonen bezieht, diese aufwärts, ebenso bewegt sich die Stärke im Parenchym des Blattstiels aufwärts; wenn aber später das Blatt ausgewachsen ist und selbst jene Stoffe zum Wachsthum der Knospen erzeugt, so müssen sie in diesen Geweben in der entgegengesetzten Richtung durch den Stiel dem Stamme zufliessen. Ebenso bewegen sich diese Stoffe in den Internodien der Keimtriebe der Kartoffel offenbar aufwärts gegen die Knospe hin; wenn aber die betreffenden Sprossen ausgebildet und belaubt sind, und wenn sie dann an ihrer Basis Knollen erzeugen, so müssen Stärke, Glycose und Eiweissstoffe in denselben Gewebeformen, in denen sie früher aufwärts gingen, nun abwärts steigen; zur Zeit der Fruchtreife der Kartoffel aber steigen sie auch gleichzeitig innerhalb der oberen Internodien aufwärts. — Die Thatsache, dass abgeschnittene mit Winterknospen versehene Zweige am unteren Ende Wurzeln, am oberen vorzugsweise Sprossen bilden, zeigt, dass auch hier gleichzeitig die betreffenden Stoffe in ihren leitenden Geweben abwärts und aufwärts sich bewegen. Die zur Wurzelbildung bestimmten Stoffe senken sich vorwiegend hinab, die zur Zweigbildung steigen hinauf; man könnte daraus folgern, dass diese Richtung in beiden Fällen in der Organisation der Gewebe begründet sei; dass dies aber nicht der Fall ist, beweist das Verhalten umgekehrt gepflanzter Schnittreiser; das organisch obere Ende, nun abwärts gekehrt, bewurzelt sich; die dazu nöthigen Bildungsstoffe gehen also in umgekehrter Richtung gegen sonst durch ihre leitenden Gewebe. — Ebenso könnte man aus der Wulstbildung am oberen Rand der Ringwunden bei dicotylen Stämmen mit compactem Holzkörper folgern, dass die holzbildenden Stoffe nur abwärts in ihren leitenden Geweben sich bewegen, d. h. von der organischen Spitze zur organischen Basis hin; dass dies jedoch nicht der Fall ist, beweist ein Versuch Knight's[1]), der einen Johannisbeerstock ringelte, ihn umgekehrt pflanzte, und den Wulst dennoch am oberen Wundrand entstehen sah; hier verfolgten also die den Wulst (Holz) bildenden Stoffe innerhalb des Gewebes einen dem sonstigen Verhalten entgegengesetzten

1) Knight, Philosophical transactions. 1804. p. 183.



Weg, aber die Richtung in Bezug auf den Erdkörper blieb allerdings dieselbe, so wie vorhin bei der Wurzelbildung umgekehrter Stecklinge, was darauf hinzuweisen scheint, dass die Schwerkraft hier eine Rolle bei der Stoffbewegung spielt. Anderseits beweist auch die Ueberwallung der Hiebfläche abgehauener Weisstannenstöcke[1], deren Wurzeln mit denen belaubter Bäume derselben Art verwachsen sind, dass bei ihnen die holzbildenden Stoffe, die sonst vorwiegend nach abwärts sich senken, hier im Stammstumpf aufsteigen, um den Ueberwallungswulst zu bilden, und man hat keine Ursache anzunehmen, dass sie dabei in anderen Gewebeformen als sonst sich bewegen. Dasselbe wird übrigens auch durch abgesägte aufwärts gerichtete Aststumpfe an Bäumen bewiesen: dieselben bilden oft eine völlige Ueberwallung der Schnittfläche, wobei der Holzwulst aufwärts steigt[2].

Diese Thatsachen zeigen, dass wenn die Organisationsvorgänge durch zufällige Eingriffe an Orten sich geltend machen, wo sie sonst nicht auftreten, auch der Zustrom der Bildungsstoffe eine andere Richtung als sonst in den Geweben nehmen muss. Werden Rindenstreifen unten und beiderseits vom Holzkörper abgelöst, oben mit diesem in Verbindung gelassen, so bildet sich innerhalb derselben Holz; findet die Ablösung umgekehrt oben und seitlich statt, so bildet sich in ihnen Holz in aufsteigender Richtung, die Holzlage ist aber unten dicker als oben. Da diese Holzbildungen zu voluminös sind, um aus den Stoffen, welche der Rindenstreif selbst enthält, zu entstehen, so muss der dazu nöthige Stoff in dem einen Fall abwärts, im anderen aufwärts sich durch die gleichnamigen Gewebe bewegen (Duhamel, Phys. des arbres. II. Chap. III. und Trécul, Ann. des sc. nat. 1853: Production du bois par l'écorce des arbres dicotyledonnés).

Die im Holzkörper der Bäume abgelagerten Reservestoffe können sich, wie aus den Folgen des Ringschnitts am Stamm hervorgeht, mit Leichtigkeit im Holz aufwärts bewegen, wenn sie im Frühjahr zur Ausbildung der Knospen dienen; aber sie können auch horizontal von innen nach aussen sich bewegen, wie aus dem Auftreten der Neubildungen an entblösstem Splint hervorgeht[3].

Eine schief seitwärts gerichtete Bewegung in den sie leitenden Geweben der Rinde nehmen die plastischen Stoffe, wenn aus der Rinde dicotyler Holzpflanzen schraubenförmige Streifen herausgeschnitten werden, oder wenn in verschiedenen Höhen Rinde und Holz eines Stammstückes quer bis in die Mitte eingesägt wird; dass die Bildungsstoffe in solchen Fällen die genannte Richtung

---

1) Göppert, Bot. Zeitg. 1846. p. 506. Dubreuil giebt dasselbe für Pinus maritima an in Comptes rendus XXVII. 387.

2) Die Krümmung der Holzschichten solcher Ueberwallungswulste nach dem Centrum mag einstweilen auf sich beruhen; die Abwärtssenkung derselben, so dass sie im Längsschnitt des Stamm- oder Aststumpfes eine nach unten concave Linie bilden, kann wohl der Schwerkraft zugeschrieben werden; auch die Ueberwallungen von Bänken und Steinen, die an der Basis von Zierbäumen oft so massenhaft sich ausbilden, z. B. bei Breslau im Fürstengarten, haben das Aussehen eines hingeflossenen Teiges, also einer unter dem Einfluss der Schwere sich ausbreitenden Masse. Die noch weichen, cambialen Holzzellen scheinen demnach dem Einfluss der Schwere in ähnlicher Weise zu folgen, wie die Wurzelspitzen und die Hymenien der Hutpilze.

3) Duhamel, Physique des arbres. 1758. II. p. 42. und Trécul, Ann. des sc. nat. 1853. p. 196.

verfolgen müssen, folgt aus den darauf folgenden Wachsthumsvorgängen[1], deren Erörterung hier zu viel Raum erfordern würde.

Dass endlich die in den Milchsaftgefässen enthaltenen Stoffe sich auf-, ab- und seitwärts bewegen können, bedarf bei der anatomischen Beschaffenheit der Milchsaftgefässe und der Natur der bewegenden Kräfte (siehe den folgenden Paragraphen) wohl keines besonderen Beweises.

Schon die angeführten Thatsachen sind hinreichend, Hartig's Behauptung[2], dass die schleimführenden Zellen der Gefässbündel (Bastkörper Hartig's) den »Bildungssaft« ausschliesslich abwärts, das Holz ihn ausschliesslich aufwärts leite, eine Behauptung, die Hartig selbst auf die Keimpflanzen ausgedehnt wissen will, zu widerlegen. Die abschreckende Verwickelung der Stoffbewegung, welche aus dieser Ansicht folgen würde, ist zum Glück unnöthig. Offenbar beginnt in Keimpflanzen und jungen Sprossenden die Translocation der Stoffe lange vor der Holzbildung; weit unterhalb der beständig Neubildungen producirenden Knospen hört das Holz der Holzpflanzen auf, gerade dort, wohin es nicht reicht, ist die Zuleitung von Stoffen am nöthigsten; zudem findet man auch im Holz jüngerer Sprossen zur Zeit wo sie an der Spitze am lebhaftesten wachsen, noch keine assimilirten Stoffe, während sie im Gittergewebe und dem Parenchym massenhaft vorhanden sind. Hartig's Ansicht ist aus diesem Grunde auch auf die Monocotylen völlig unanwendbar und kommt bei allen Pflanzen, denen jede Spur von Holzbildung fehlt (Moose, Hydrillen, Ceratophylleen, und vielen anderen) ganz ausser Betracht. Ausserdem liefern Hanstein's Versuche schlagende Beweise einerseits dafür, dass die im Holzkörper der Dicotylen aufwärts zu den Knospen geführten Stoffe zu deren Ausbildung allein nicht hinreichen[3], und dass anderseits die Siebröhren und verwandten Zellformen ihren Saft nicht blos abwärts, sondern auch aufwärts führen.

Dass die ebenso zahlreichen als grossen Siebröhren sammt dem Cambiform in den Gefässbündeln von Cucurbita zur Fortleitung eiweissartiger Stoffe bestimmt sind, während das umliegende Parenchym Stärke und Zucker führt, steht ausser Zweifel. Dass die enormen Massen von Eiweissstoffen und Kohlehydraten, welche sich in einer grossen Kürbisfrucht binnen 6—8 Wochen ansammeln, durch diese Gewebe des Fruchtstiels eingeführt werden, ist gewiss, und dass diese Fortleitung in den Siebröhren und Cambiformzellen (Bastkörper Hartig's) sowohl, als im Parenchym von der organischen Basis aus aufwärts erfolgt, kann ebenso wenig zweifelhaft sein. — Schliesslich sind hier meine Versuche über die Blüthen- und Fruchtbildung in finsteren Recipienten anzuführen, wobei die assimilirenden Blätter sich am Licht befanden[4]. Da die im Finstern befindlichen Knospen, Blüthen, Früchte an der Verlängerung des die beleuchteten Blätter tragenden Stammes sassen und selbst (im Finstern) nicht assimiliren konnten, so mussten sämmtliche Bildungsstoffe von den grünen Laubblättern aus durch den Stamm aufwärts zu den im Recipienten befindlichen Theilen geführt werden, und da die Fortleitung in diesen Fällen den schleimführenden Zellsträngen der Gefässbündel und dem Parenchym übertragen war, so fällt jede Möglichkeit für Hartig's Annahme, dass nur das Holz aufwärts leitet, weg.

Für Hartig's Ansicht, wonach der Bastkörper (Cambiform und Gittergewebe) der Bäume allein und ausschliesslich alle Bildungsstoffe abwärts leitet, während das Holz solches nicht vermag, könnte man seine früher mitgetheilte Beobachtung anführen[5], wonach in allen vor dem 30. Juni geringelten Bäumen die Stärke unterhalb des Ringschnittes verschwand, ohne sich daselbst wieder neu zu bilden, während sie in allen nach dem 30. Juni geringelten zwar

1) Trécul, Ann. des sc. nat. 1854. T. I.

2) Hartig, Bot. Zeitg. 1862. p. 75 u. 76, dann p. 83.

3) Hanstein, Die Milchsaftgefässe. 1864. p. 54—55 (s. die im vorigen Paragraphen wörtlich daraus mitgetheilte Stelle).

4) S. die Abhandlung über Lichtwirkungen § 15 und Bot. Zeitg. 1865. Nr. 15 u. 17.

5) Bot. Zeitg. 1858. p. 338.



ebenfalls aus den Theilen unterhalb der Wunde emporstieg, sich aber auch in um so grösseren Massen wieder gebildet hatte, je später die Wunde gemacht war. »Die steigende Menge und Grobkörnigkeit des (Stärke-) Mehls geben auf's Bestimmteste zu erkennen, dass dasselbe durch die Ringelung auf derjenigen Bildungsstufe zurückgehalten wurde, auf welcher es zur Zeit der Ringelung stand.« Wenn nun Hartig daraus folgert, »dass es ein nur in der Basthaut aus höheren Baumtheilen rückschreitender primärer Bildungssaft sei, aus dem die Reservestoffe (im Holz) sich entwickeln«, so geht das zu weit; das Parenchym der Rinde war durch den Ringschnitt doch auch unterbrochen, und wenn das von Hartig angeführte Factum besteht, so ist es dieser Unterbrechung des Parenchyms zuzuschreiben, wenn im Holz unter der Wunde keine Stärke sich sammelte.

§ 105. **Bewegende Kräfte.** Versucht man es unter Zuhilfenahme der uns bekannten physiologischen Eigenschaften der Gewebe und Stoffe, sich eine in's Einzelne vordringende Vorstellung von den Ursachen zu bilden, welche im Stande sind, die verschiedenen assimilirten plastischen Stoffe aus einem Organ der Pflanze in ein anderes, oft auf grössere Entfernungen hin zu transportiren, so ist es vor allen Dingen nöthig, das Vorurtheil aufzugeben, als ob ein Universalbildungssaft die Gewebe durchtränke, als ob es nur darauf ankäme, eine flüssige Masse in toto fortzubewegen, als ob die Bewegung der so überaus verschiedenen Stoffe eine einheitliche, von Einer Ursache für alle bedingte wäre. Dass diese überkommene noch jetzt verbreitete Vorstellungsweise unrichtig ist, muss aus dem in der vorigen und dieser Abhandlung Gesagten hinlänglich verständlich geworden sein. Ebenso wenig wie die unorganischen Nährstoffe des Bodens, welche die Wurzel aufnimmt, etwa einen Saft bilden, der mit allen seinen Bestandtheilen in toto in die Wurzel eintritt, ebenso wenig wie dieser so genannte »rohe Saft« als Ganzes in der Pflanze sich verbreitet, ganz ebenso ist jene Vorstellung von dem sogen. »rückkehrenden Saft« als eines besonderen Fluidums, welches sich durch die Pflanze bewegt, unzulässig. Sowie das die Wurzeln umspülende Wasser durch besondere Kräfte aufgenommen wird, von denen die Aufnahme des Salpeters, der schwefelsauren Magnesia, der phosphorsauren Salze unabhängig ist, sowie hier die besonderen Diffusionseigenschaften jedes Stoffes, und sein Verbrauch in der Pflanze die Geschwindigkeit seiner Aufnahme, die Richtung, in welcher er die Gewebe durchströmt, bestimmen, so ist es auch für die Eiweissstoffe, den Zucker, das Inulin, die Stärke, die Fette, die verschiedenen Pflanzensäuren und Pflanzenbasen. Die Molecüle jeder dieser Verbindungen haben besondere Diffusionskräfte, ihr moleculares Verhalten zu den verschiedenen Zellwänden muss ein sehr verschiedenes sein, die Bewegungsursachen werden sich also je nach der Natur der Stoffe und der betreffenden Gewebe ändern; der Verbrauch eines Stoffes wird das moleculare Gleichgewicht der Gewebeflüssigkeit stören und so Anlass zu Bewegungen geben, ebenso wird die Neubildung desselben Stoffes wirken. Wir sind weit entfernt davon, jede Einzelnheit erklären zu können, die Mitwirkung der wunderbaren Eigenschaften des Protoplasmas bei der Transfusion der Stoffe von Zelle zu Zelle sind gegenwärtig unberechenbar und gestatten es niemals, die an todten Häuten mit bekannten Stoffen ausgeführten Diffusionsversuche in ihren speciellen Resultaten unmittelbar auf die Vorgänge in der Pflanze zu übertragen; aber die Analogie mit jenen muss festgehalten werden, die Gesetze, welche wir durch die Versuche finden, müssen wenigstens in ihrer allgemeinsten Fassung für die Pflanze Anwendung finden, in dem Bewusstsein, dass die analogen Vorgänge in der Pflanze

von zahlreichen Bedingungen mit abhängen, die wir theils gar nicht kennen, theils experimentell nicht zu prüfen im Stande sind. Wenn nun die Untersuchungen über die Diffusion ganz allgemein zeigen, dass die Geschwindigkeit der diffundirenden Molecüle mit der chemischen Natur derselben und mit der Natur der Haut sich ändert, so werden wir dieses allgemeine Ergebniss in seiner allgemeinen Fassung auch auf die Gewebe der Pflanze übertragen müssen, wenn ferner die Versuche zeigen, dass die Diffusion sich mit dem Druck, unter welchem Haut und Flüssigkeit stehen, ändert, so werden wir auch dem Druck, unter welchem die Zellhäute und Zellsäfte sich in der lebenden Pflanze befinden, eine Bedeutung bei der Stoffbewegung in ihr zugestehen müssen; wenn ferner die Dialyse ein künstliches Mittel zur Trennung gelöster und gemischter Stoffe durch ihre eigenen Diffusionskräfte liefert, so wird man mit Recht innerhalb der Pflanze, wo Tausende von Zellen gemischte Säfte enthalten, dialytische Wirkungen zu erwarten haben, derart, dass das zeitweilig in derselben Zelle Gemengte sich sondert, und dass verschiedene benachbarte Zellen sich in die verschiedenen Stoffe theilen werden. Anstatt, wie es noch jetzt so vielfach geschieht, jeder beliebigen Zelle die Fähigkeit zuzuschreiben, dass sie jeden Stoff, den sie gerade momentan enthält, selbst erzeugt habe, eine Vorstellung die zu Absurditäten führt, können wir vielmehr die gesetzmässige Vertheilung der Stoffe in der Pflanze als eine Folge zahlreicher und verwickelter Bewegungen derselben erklären, Bewegungen, die in den Vorgängen der Dialyse zwar nicht ihre allseitige genügende Erklärung, wohl aber ihr allgemeines Analogon finden. — Die Bewegung der Stoffe durch allseitig geschlossene Zellen darf als der verbreitetste Vorgang unter den hier zu betrachtenden angesehen werden, er ist aber zugleich der für die Erklärung schwierigere. Leichter erscheint es, eine Vorstellung von der Stoffbewegung innerhalb der communicirenden Milchsaftgefässe und der wirklich durchbohrten Siebröhren zu gewinnen.

Die Bewegung der Stoffe in den Milchsaftgefässen kann entweder eine Massenbewegung sein, oder sie wird durch Molecularkräfte vermittelt, die dann jeden einzelnen in dem Saft gelösten oder suspendirten Stoff besonders treffen. — Massenbewegungen können und müssen eintreten 1) durch Krümmung und Zerrung der Stammtheile, Blätter, Blüthen, wie sie der fast beständig thätige Wind an den Pflanzen ausübt; dabei wird der Milchsaft als Ganzes aus einem Organ in's andere gedrängt, um später in die momentan verengten Theile wieder zurückzufliessen; etwaige Differenzen seiner Zusammensetzung an verschiedenen Stellen werden bei derartigen Bewegungen durch Vermengung ausgeglichen, wie in einer gemengten Flüssigkeit, wenn sie geschüttelt oder von einem Ende eines elastischen Schlauches in's andere getrieben wird; 2) durch die Schwankungen des Drucks, den die umliegenden Gewebezellen auf die Milchsaftgefässe ausüben: bei starker Verdunstung und ungenügender Wasseraufnahme nimmt die Spannung der Gewebe ab, die Milchsaftgefässe können sich an solchen Stellen der Pflanze, wo dies eintritt, erweitern und mehr Saft aufnehmen, der dann aus den Milchsaftröhren anderer Theile nachströmt; umgekehrt muss verstärkte Wasseraufnahme bei verminderter Transpiration wirken. In den jüngsten Knospentheilen, welche die im Milchsaft enthaltenen Stoffe verbrauchen, sie den Röhren entziehen, herrscht keine Gewebespannung, die Zellen liegen passiv neben einander; in den älteren Internodien und in den Blättern,

welche die Milchsaftstoffe erzeugen, herrscht dagegen eine Spannung, durch welche das Parenchym an seinem Ausdehnungsstreben gehindert sich ebenso verhält, als ob es passiv zusammengedrückt würde; dieser Druck wirkt auf den Milchsaft solcher Gewebestrecken und muss die Ursache werden, dass derselbe nach den jungen spannungslosen nahrungsbedürftigen Organen hingedrängt wird; 3) Massenbewegungen des Milchsafts müssen endlich durch verschiedene Erwärmung verschiedener Theile einer Pflanze bewirkt werden, wie Amici experimentell nachgewiesen hat[1]). Schon die geringe Erwärmung durch Annäherung der Hand bis auf einige Zoll bewirkt nach ihm eine mikroskopisch sichtbare Bewegung des Milchsafts von Chelidonium nach den kälteren Theilen hin. Die Temperaturschwankungen sind in der Pflanze aber ebenso beständig, wie die durch Wind veranlassten Zerrungen und Quetschungen der Gewebe und müssen wie diese beständige, bald so bald anders gerichtete Strömungen des Milchsafts bewirken. — Bei so energischen Massenbewegungen des Milchsaftes, welche ihn wahrscheinlich in unausgesetzter Bewegung erhalten, ist es kaum nöthig, die Diffusionskräfte der in ihm gelösten Molecüle herbeizuziehen, wenn es darauf ankommt, ihre Bewegungen auf grössere Strecken hin zu erklären. In den Rhizomen, Knollen und Wurzeln, wo die Temperaturschwankungen langsam und unbedeutender sind, wo auch der Wind nicht mitwirkt, mögen die Diffusionsbewegungen eine grössere Rolle spielen, aber die in den oberirdischen Theilen wirkenden Kräfte, welche den Milchsaft in Massenbewegung versetzen, werden auch die unterirdischen Theile in Mitleidenschaft ziehen.

In den Siebröhren ist die Beweglichkeit der eiweissartigen Stoffe, die sie enthalten, wohl niemals so gross, wie die des Milchsaftes in seinen Röhren; die sehr engen Durchbohrungen der Siebplatten können den dicken zähen Schleim offenbar nur langsam durchtreten lassen, wenn eine Druckdifferenz ihn nach einer Seite hintreibt. Es macht sich dies auch bei dem Durchschneiden von Stengeln, Wurzeln u. s. w. geltend: der Milchsaft tritt in diesem Falle momentan in dicken Tropfen hervor; der eiweissartige Schleim der Siebröhren quillt dagegen langsam aus und sammelt sich auf abgetrockneten Querschnitten im Laufe mehrerer Stunden oft (Runkelrübenwurzel, Kürbisfrucht) zu erbsen- bis haselnussgrossen Tropfen an, die zuweilen von selbst gerinnen (Kürbis). Die Ursache des Ausquellens ist offenbar wie bei den Milchsaftgefässen die Gewebespannung; der Saft steht in seinen Röhren unter einem Druck, den das Parenchym auf die Röhrenwände ausübt, weil es an seinem Ausdehnungsstreben durch das Holz und die Epidermis gehindert, sich wie ein passiv zusammengedrückter Körper nach allen Seiten auszudehnen sucht. Damit stimmt es auch, dass an älteren Organen, wo diese Gewebespannung aufgehört hat (untere Stammtheile älterer Maispflanzen z. B.) das Ausquellen aus Querschnitten fast gar nicht mehr eintritt.

Die aus den Siebröhren sowohl als aus den Gitterzellen und dem Cambiform ausquellenden Säfte sind gewöhnlich vollkommen klar und wasserhell, und zeigen in lebhaft vegetirenden Organen, wie ich zuerst beschrieb[2]), meist eine entschieden alkalische Reaction,

---

1) Giambattista Amici von H. v. Mohl: Beilage zur Botan. Zeitg. 1863. p. 6.

2) Sachs, »Ueber saure, alkalische und neutrale Reaction der Säfte lebender Pflanzenzellen« in Bot. Zeitg. 1862. Nr. 33.

während die Parenchymsäfte und Milchsäfte gewöhnlich sauer sind. In manchen Fällen verliert sich die alkalische Reaction in den älteren Organen, wie es scheint zugleich mit dem Gehalt derselben Gewebe an Eiweissstoffen, so in den unteren Stammpartien erwachsener Maispflanzen, in den älteren Zwiebelschalen von Allium Cepa. Bei den Cucurbitaceen scheint der überall reichlich ausquellende Siebröhrensaft immer alkalisch zu bleiben. Bei geeigneten Objecten (Cucurbita, Zea Mais, Allium Cepa) lässt sich diese Reaction bis in die jüngsten Endigungen der Gefässbündel verfolgen, und in den Wurzelspitzen und Knospen zeigt auch das allerjüngste Parenchym sich schwach alkalisch, was auch hier wahrscheinlich mit dem Vorherrschen der Eiweissstoffe (Protoplasma) zusammenhängt[1]).

Bei dem Transport der Stoffe durch allseitig geschlossene Gewebezellen, wie sie das Parenchym, das Holzparenchym und die Cambiformschichten darbieten, lassen sich vorzugsweise zweierlei Ursachen der Bewegung denken. Einmal die Gewebespannung und dann die Diffusionskräfte. — Die Gewebespannung kann dahin wirken gelöste Stoffe durch die Zellhäute hindurch zu filtriren, sie mechanisch hindurch zu pressen. Dass dies geschieht, zeigt jeder Querschnitt durch saftige Stengel und Wurzeln; der in dem Parenchym und in den nicht durchbohrten Cambiformzellen (Beta, Brassica, Allium Cepa) enthaltene sowohl alkalische als saure Saft tritt in so grossen Mengen hervor, dass er unmöglich blos aus den zufällig durchschnittenen Zellen abstammen kann; offenbar kommt der grösste Theil des ausquellenden Saftes aus den vom Schnitt entfernteren Zellen. Da diese aber geschlossen sind, so ist ein Austritt nur durch Filtration möglich; den dazu nöthigen Druck liefert das im Ausdehnungsstreben begriffene Parenchym, dessen Ausdehnung durch die Epidermis, das Holz, überhaupt die elastischen passiven Gewebe gehindert wird. Jede Parenchym- und Cambiformzelle befindet sich in einem Zustand, als ob sie von aussen her zusammengedrückt würde, und der Druck genügt, ihren Saft durch die geschlossene Zellhaut hindurch zu pressen. Der Durchtritt erfolgt selbstredend in Richtung des geringsten Widerstandes, der an der Schnittwunde liegt. In der unverletzten Pflanze wird aber, so lange sie wächst, der geringste Widerstand in den Knospen und Wurzelspitzen, d. h. in den stoffverbrauchenden Theilen liegen; hier herrscht keine Gewebespannung, hier dehnen sich die Zellen aller Gewebeformen aus, hier wird Platz gemacht für neu aufzunehmende Stoffe. Der in den differenzirten, älteren Geweben herrschende Druck muss nothwendig die in ihnen enthaltene Flüssigkeit nach jenen Stellen geringsten Widerstandes hintreiben[2]). In derselben Richtung muss aber auch die Diffu-

1) Für derartige Untersuchungen ist eine vollkommen neutrale Lackmustinctur unentbehrlich; man färbt damit das feinste schwedische Filtrirpapier möglichst intensiv und trocknet es sorgfältig; dann wird es auf einer Seite geglättet, so dass es lebhaft glänzt. Man legt das Papier auf einen Bausch anderen Papiers mit der glatten Fläche aufwärts, und schneidet nun frische Pflanzentheile glatt quer durch; den zuerst aus Parenchym und Gefässbündeln ausquellenden und sich mischenden Saft entfernt man durch wiederholtes Auftupfen der Schnittfläche auf Filtrirpapier; ist diese vollkommen trocken geworden, so lässt man den Pflanzentheil einige Minuten liegen; es quillt aus den Siebröhren, Gitterzellen und dem Cambiform neuer Saft in wohl begrenzten Tropfen hervor, und nun drückt man die Schnittfläche auf das Reagenspapier, wo man sie $\frac{1}{2}$—1 Minute festhält; nach dem Wegnehmen zeigt das Papier ein Bild des Querschnitts, alle dem Parenchym entsprechenden Stellen sind geröthet, die den Gefässbündeln entsprechenden gebläut, wenn der Saft der schleimführenden Zellen alkalisch ist.

2) Diese bis dahin nicht geltend gemachte Vorstellungsweise, auf die ich grosses Gewicht



sion der Stoffe vorzugsweise stattfinden. Hier wie überall kann die Diffusionsbewegung nur Folge gestörten, molecularen Gleichgewichtes sein; diese Störung findet aber an zwei Stellen in gleichem Sinne (der Richtung nach) statt; in den Knospen (und Wurzelspitzen) einerseits, werden Stoffe beständig verbraucht, Zucker und andere gelöste Verbindungen in Zellstoff übergeführt, die Eiweissstoffe werden als Protoplasma, Chlorophyllkörner, Zellkerne unlöslich, und so muss nach diesen Orten hin die Diffusionsströmung der gelösten Molecüle so lange stattfinden, als überhaupt die Neubildung und das Wachsthum der Zellen daselbst dauert. Anderseits wird in den assimilirenden Blättern (oder den sie substituirenden Organen) beständig lösliche Substanz gebildet, die Concentration der Säfte nimmt hier zu, und die Molecüle gelöster Stoffe müssen von hier aus den Orten geringerer Concentration[1], d. h. den Knospen und Wurzelspitzen zufliessen; dasselbe muss geschehen, wenn in den Cotyledonen oder sonstigen Reservestoffbehältern während der Keimung, des Ausschlagens der Knospen u. s. w. die Reservestoffe sich lösen.

Die Fortleitung der Stärke durch die geschlossenen Gewebezellen bedarf einer besonderen Erklärung. In den Parenchymzügen, in denen die Stärke wandert, finden wir in jeder den Weg bezeichnenden Zelle kleine Stärkekörnchen, gewöhnlich an einer der Querwände liegend, welche die Richtung der Bewegung quer durchschneiden, wie man besonders deutlich in den Blüthenstielen erkennt. Diese Stärkekörnchen sind meiner Auffassung nach auf Wanderung begriffen. Dass sie in Form von Körnern nicht die Zellhäute durchsetzen können, versteht sich von selbst. Ich nahm schon in meiner ersten Mittheilung[2] darüber an, dass sich jedes Korn in diesen leitenden Parenchymschichten auflöst; die gelösten Molecüle durchdringen die nächste Zellwand und schlagen sich hier in Form eines kleinen Stärkekorns nieder, um alsbald abermals gelöst und durch eine folgende Querwand hindurchgeführt zu werden; auch hier wird diese, durch zeitweiligen Niederschlag unterbrochene Bewegung der gelösten Molecüle nach der Richtung des Verbrauchs hin stattfinden müssen. Dass man die gelösten Stärkemolecüle in den betreffenden Zellen nicht nachweisen kann, hindert die Annahme nicht: möglicherweise gehen sie bei der jedesmaligen Lösung der Körnchen in Glycose über, die sich nicht so sehr anhäuft, um mikrochemisch nachweisbar zu sein, eben weil sie in der nächsten Zelle sich wieder als Stärke niederschlägt. Ein Hinderniss ist in dieser Nichtnachweisbarkeit des Lösungsproducts nicht zu finden, da wir ja auch in vielen Zellen, wo Stärke sich für die Dauer ablagert, das gelöste Material, aus welchem sie sich bildet, nicht kennen oder doch die Glycose als solches betrachten müssen. Für diese Vorstellungsweise spricht sehr entschieden die beständige Kleinheit dieser auf Wanderung begriffenen Stärkekörnchen[3]; es tritt dies besonders deutlich bei kei-

---

lege, habe ich zuerst Flora 1863. p. 67 angedeutet, sie stützt sich auf die von Hofmeister gegebene Theorie der Gewebespannung.

1) Die Eiweissstoffe in den jüngsten Zellen sind als Protoplasma vorhanden und werden beständig zu solchem verbraucht, sie sind also nicht gelöst, das Protoplasma ist keine Lösung.

2) Sachs, Ueber die Stoffe, welche das Material zur Bildung der Zellhäute liefern: Jahrbücher f. wiss. Bot. III. 249. Weiter ausgeführt in Flora 1863. p. 72 ff.

3) Näheres in meiner Keimungsgeschichte der Schminkbohne: Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wiss. 1859. XXXVII.



menden Bohnen, Kartoffelknollen u. s. w. hervor. In den Cotyledonen und resp. Knollen sind die Körner sehr gross, in dem leitenden Parenchym der jungen Internodien findet sich die Stärke dagegen nur in kleinen, meist sehr kleinen Körnchen vor; die in oft wiederkehrender Auflösung und Wiederbildung begriffenen Stärkekörnchen haben offenbar nicht hinreichend Zeit, durch Intussusception zu wachsen und ihr Volumen zu vergrössern.

Durch die Neigung des stärkebildenden Stoffes, sich in Körnern niederzuschlagen, ist offenbar ein Mittel gegeben, grosse Massen dieser Substanz in einem engen Raum anzuhäufen. Denkt man sich z. B. zwei nebeneinander liegende Parenchymzellen, von denen *A* eine Zuckerlösung enthält, *B* aber keinen Zucker besitzt; der Diffusionsprocess wird hier offenbar, wenn der Zucker Zucker bleibt, aufhören, sobald in *A* und *B* gleiche Concentration des Zuckers eingetreten ist; und wenn die Zellen gleich gross sind, bekommt *B* die Hälfte des Zuckers den *A* enthielt. Nehmen wir aber an, der nach *B* gelangende Zucker schlage sich daselbst sofort in Form von Stärkekörnern nieder, so ist es so, als ob nach *B* noch gar kein Zucker übergetreten wäre; es dringt immer weiterer Zucker aus *A* nach und verwandelt sich in *B* in Stärke. Offenbar kann auf diese Weise das letzte Atom Zucker aus *A* nach *B* gelangen, um sich daselbst in Stärke umzuwandeln. Es ist leicht, sich auf diese Weise vorzustellen, wie ein grosses Zuckerquantum, welches sich z. B. im Stamm der Kartoffelstaude nach und nach aus den Assimilationsproducten der Blätter bildet, in den Knollen ansammelt, indem es daselbst in Stärke sich umwandelt; würde der im Stamm nach und nach erzeugte Zucker als solcher im Kartoffelknollen sich als Lösung anhäufen sollen, so müsste diese immerfort an Concentration zunehmen; und es ist nicht einzusehen, wie aller Zucker auf diese Art (den Gesetzen der Diffusion zuwider) in die Knolle befördert werden sollte; bei der Stärkebildung in letzterer aber begreift man, wie das letzte Zuckeratom aus dem Stamm hinab in die Knolle wandert, weil hier eben keine Anhäufung, sondern ein beständiger Verbrauch des Zuckers stattfindet, indem er sich in Stärkekörner umwandelt. Vielleicht ist es eine Reihe ähnlicher Vorgänge, vermöge deren das fette Oel die geschlossenen Zellwände durchdringt und sich in dem Parenchym fortbewegt. Seine Ansammlung in den Samen kann durchaus nach dem für die Stärke gegebenen Schema gedacht werden.

Die für die Ansammlung der Stärke in einem Dauergewebe angenommene Vorstellung kann mit einer geringen Modification auch auf die Anhäufung des Rohrzuckers in dem Gewebe der Runkelrübenwurzel übertragen werden. Würde in den Blättern dieser Pflanze Rohrzucker erzeugt und durch die Stiele der Wurzel zugeführt, so müsste am Ende der Vegetationsperiode im besten Falle eine Rohrzuckerlösung von gleicher Concentration in den Blättern und in der Wurzel vorhanden sein, was nicht geschieht. Dass sich der Rohrzucker, obwohl gelöst, in dem Rübengewebe ansammelt, d. h. eine immer concentrirter werdende Lösung bildet, ohne dass die Blätter eine noch concentrirtere enthalten, kann dadurch erklärt werden, dass bei der Ansammlung des Rohrzuckers in der Rübe eine chemische Umwandlung mitwirkt. Nach den mikrochemischen Reactionen ist es wahrscheinlich, dass in den Blättern Stärke sich bildet, die in den Blattstielen in Glycose übergeht, in die Wurzel eindringt und dort in Rohrzucker sich umwandelt. Würde die Glycose der Blattstiele in der Wurzel Glycose bleiben, so müsste die Ansammlung aufhören, wenn die Lösung in beiden gleich concen-

trirt ist; wird aber jedes in die Wurzel eintretende Glycosetheilchen sogleich in Rohrzucker verwandelt, dann ist das so gut, als ob das erstere vernichtet oder niedergeschlagen würde; es kann also ein neues Glycosetheilchen aus dem Blattstiel an seine Stelle treten, das nun seinerseits ebenfalls in Rohrzucker verwandelt und für die Diffusion der Glycose unschädlich gemacht wird. In diesem Sinne könnte überhaupt die chemische Metamorphose ein mächtiges Vehikel der molecularen Stoffbewegung, der Diffusion in der Pflanze werden. Jede Diffusionsbewegung hört auf, sobald in dem gegebenen System eine gleichmässige Vertheilung des betreffenden Stoffes eingetreten ist; wird nun aber an einem Orte des Systems dieser Stoff chemisch umgeändert, so ist dies eine Störung des Gleichgewichts, welche nothwendig eine Bewegung der noch unveränderten Molecüle nach jenem Orte hin nach sich zieht.

XII.

Molecularstructur.

Zwölfte Abhandlung.

Ueber die Molecularstructur der organisirten Zellentheile.

§ 106. Nägeli's Theorie. Aus dem Verhalten der Stärkekörner, Zellhäute und krystallähnlichen Gebilde von eiweissartiger Substanz gegen das polarisirte Licht und aus ihren Diffusionswirkungen hat Nägeli eine Ansicht über die Molecularstructur dieser Gebilde abgeleitet, welche als eine der hervorragendsten und folgenreichsten Leistungen auf dem Gebiet der Pflanzenphysiologie zu betrachten ist.

»Die organisirten Substanzen«, sagt Nägeli[1]) in einer seiner neueren Arbeiten, »bestehen aus krystallinischen, doppelbrechenden (aus zahlreichen Atomen zusammengesetzten) Molecülen, die lose, aber in bestimmter regelmässiger Anordnung neben einander liegen. Im befeuchteten Zustande ist in Folge überwiegender Anziehung jedes mit einer Hülle von Wasser umgeben; im trockenen Zustand berühren[2]) sie sich gegenseitig. In der organisirten Substanz ist demnach eine doppelte Cohäsion vorhanden; die eine verbindet die Atome zu Molecülen in gleicher Weise, wie dieselben sonst zusammentreten, um einen Krystall zu bilden; die andere vereinigt die Molecüle.«

Es ist zum richtigen Verständniss dieser Theorie zunächst nöthig, im voraus hervorzuheben, dass ein einzelnes dieser Krystallmolecüle[3]) an sich schon ein sehr complicirtes Gebilde ist, da es selbst aus zahlreichen Bestandtheilen sich

---

1) »Botanische Mittheilungen« von C. Nägeli in Sitzungsber. d. k. baier. Akad. d. Wiss. 1862. 8. März. p. 203.

2) D. h. im Sinne der hier zu Grunde gelegten atomistischen Anschauungsweise, dass zwischen den krystallinischen Molecülen keine andere ponderable Substanz, sondern nur Lichtäther sich befindet.

3) Es bedarf kaum der Erwähnung, dass dem Sprachgebrauch der Physik gemäss hier und im Folgenden unter Molecülen jederzeit Massentheile zu verstehen sind, deren Kleinheit ihre Sichtbarkeit selbst bei den stärksten Vergrösserungen unmöglich macht.



zusammensetzt, welche Nägeli als »Atome« bezeichnet. Jedes dieser »Atome« ist aber wieder chemisch zusammengesetzt; bei einem Stärkekern oder einer reinen Cellulosehaut würde es aus mindestens $C_6 H_{10} O_5$ bestehen[1]. Nägeli's »Atome« entsprechen also dem, was die neuere theoretische Chemie als Molecüle bezeichnet.

I. Dass die Form der Massentheile, aus deren Zusammenlagerung ein Stärkekorn unmittelbar sich aufbaut, nicht kugelig oder ellipsoidisch sein könne, hatte Nägeli schon früher (Stärkekörner 1858. p. 333 ff.) aus der Imbibition, Cohäsion und dem Wachsthum der letzteren geschlossen[2]. Obgleich er auf diesem Wege dazu gelangte, sie für polyedrisch zu halten, nahm er doch Anstand, ihre Natur für krystallinisch zu erklären. Zu diesem Schluss gelangte er, nicht nur bezüglich der Stärke, sondern auch der Zellhaut und Krystalloide erst durch die Erwägung der Polarisationswirkungen derselben. Die Vergleichung der Wirkungen, welche comprimirtes oder expandirtes Glas auf den polarisirten Lichtstrahl hervorbringt mit derjenigen, welche der letztere bei seinem Durchtritt durch Stärkekörner, Zellhäute oder Krystalloide erfährt, zeigte ihm, »dass die optisch wirksamen Elemente ohne Ausnahme so angeordnet sind, dass die eine Elasticitäts- oder Dichtigkeitsaxe (des Aethers in ihnen) senkrecht zur (sichtbaren) Schichtung steht, die beiden anderen aber in der Ebene jeder einzelnen Schicht liegen[3].« Aus den Interferenzfarben im polarisirten Licht schliesst er nämlich, dass die optisch wirksamen Elemente der Zellhäute und wahrscheinlich auch der Stärkekörner, drei verschiedene Elasticitäts- oder Dichtigkeitsaxen besitzen, dass sie demnach die Natur optisch zweiaxiger Krystalle haben, und dabei gilt fast ausnahmslos, dass die kleinste oder die grösste Dichtigkeitsaxe senkrecht zur sichtbaren Schichtung steht: »in den unveränderten Stärkekörnern, in den cuticularisirten Zellmembranen (Cuticula und Kork), in wenigen einzelligen Algen befindet sich die geringste Aetherdichtigkeit (grösste Elasticität) in der zur Schichtung senkrechten Richtung. Bei den gewöhnlichen Zellenmembranen dagegen ist es die Axe der grössten Aetherdichtigkeit (geringsten Elasticität), welche die Schichtung rechtwinkelig durchbricht. Unter den ersteren haben die Stärkekörner die Axe der geringsten Dichtigkeit in der transversalen, die Algenzellen in der longi-

1) Ein zusammengesetztes Ding von der Formel $C_6 H_{10} O_5$ kann allerdings insofern ein Atom genannt werden, als es qualitativ untheilbar ist, denn die Bestandtheile desselben können nicht getrennt werden, ohne den chemischen Charakter des Ganzen zu vernichten. Nägeli's »Atome« sind also nicht mit den einfachen wirklichen ausdehnungslosen Atomen, wie sie zuerst von Boscowich als Grundlage der Materie angenommen wurden, zu verwechseln (vergl. Fechner, Atomenlehre. Leipzig 1864).

2) Die Kugelgestalt der Molecüle eines mit Wasser imbibirten Stärkekorns würde bei günstiger Lagerung und unmittelbarer Berührung einen Wassergehalt im Minimum von 26 Proc. auf 74 Proc. Stärke fordern, während die Erfahrung lehrt, dass in den dichteren Schichten eines Stärkekorns der Wassergehalt bis auf 14 Proc. (bei 86 Proc. Stärke) hinabsinkt. — Die verschiedene Cohäsion der Molecüle nach verschiedener Richtung hin und ihre übereinstimmende Lagerung macht sich durch die Thatsache bemerklich, dass bei Druck, Austrocknung und Quellung Risse entstehen, welche vom organischen Centrum ausgehend die Schichten quer und rechtwinkelig durchbrechen.

3) »Botanische Mitth.« a. a. O. p. 190 ff. Ueber Nägeli's Ansicht von der Beziehung der Polarisations- und Schwingungsebene und beider zur Aetherdichte ist die gen. Abh. sowie seine »Beiträge zur wiss. Botanik« Leipzig. III. 1863. nachzusehen.

tudinalen Tangentialrichtung. Bei den zweiten ist die Axe der grössten Dichtigkeit häufiger longitudinal, seltener transversal gestellt.« — Diese optischen Wirkungen können nun nicht von der chemischen Natur der Substanz [1]) selbst, sondern nur von ihrer Structur herrühren. Hierbei bot sich nun die Frage dar, ob Spannungen wie im erhitzten Glase die Ursache sein könnten, was Schultze behauptet hatte. Nägeli's Widerlegung auch dieser Ansicht ist durchaus überzeugend, und deshalb sehr wichtig, weil sie unmittelbar zu dem eingangs genannten Satze führt und mit den von Nägeli schon lange vorher auf ganz anderem Wege gefundenen Resultaten zusammentrifft. In den Stärkekörnern bestehen zwar solche Spannungen, wie sie durch die optischen Wirkungen, denen des erhitzten Glases ähnlich, gefordert zu werden scheinen; aber in der Cuticula bestehen die entgegengesetzten Spannungen der Schichten und doch hat das Ellipsoid der Aetherdichtigkeit die gleiche Lage in beiden Fällen. Wenn überhaupt derartige Spannungen, wie sie durch den geschichteten Bau und das Wachsthum der Stärkekörner und Zellhäute entstehen, die Ursache der optischen Wirkung wären, so müssten diese letzteren grösstentheils oder ganz vernichtet werden, wenn man diese Gebilde in kleine Stücke schneidet, weil alsdann die genannten Spannungen sich ausgleichen; das Letztere ist aber keineswegs der Fall. »Die kleinsten Stücke[2]) von Membranen haben die nämlichen optischen Eigenschaften, die sie im Zusammenhang mit der ganzen Zelle hatten.« Die Unzulässigkeit der Annahme, dass die Doppelbrechung der Zellhäute und Stärkekörner von der Spannung ihrer Schichten herrühre, wird von Nägeli noch schlagender in folgender Weise dargethan. »Man kann die Schichten einer mit Wasser durchdrungenen Caulerpamembran durch Biegen und Falten auseinanderziehen und verkürzen,

---

1) H. v. Mohl (Bot. Zeitg. 1858. p. 1), der das Polarisationsmikroskop zuerst zu planmässiger Erforschung der inneren Structur der organisirten Gebilde anwendete und das Instrument mit neuen zweckmässigen Abänderungen ausstattete, hatte die Annahme gemacht, es hänge die optische Reaction von der Substanz selbst ab, und jene könne durch ihre Verschiedenheit auch chemische Unterschiede angeben. Nägeli führt dagegen zunächst rein optische Gründe und dann folgende Beobachtungen an: 1) es gebe Zellhäute (Bryopsis, Udotea, Halimeda), die in allen übrigen Reactionen sich wie gewöhnliche Cellulose verhalten, nur in der Stellung des Dichtigkeitsellipsoids abweichen, 2) stimme an den Zellhäuten von Bryopsis und Caulerpa, welche optisch sonst der Cuticula gleichen, zuweilen eine äussere Schicht mit den gewöhnlichen Zellhäuten in den Interferenzfarben überein; 3) geben die Häute von Caulerpa und Acetabularia von der Fläche gesehen stellenweise »positive« und stellenweise »negative« Farben; 4) bei Nitella syncarpa unterscheiden sich die Glieder der Wurzelhaare und das unterste Stammglied von den Stämmen und Zweigen in gleicher Weise; 5) das alte Holz von Abies excelsa und pectinata zeigt auf Querschnitten dieselbe Reaction (positive im Sinne Mohl's) wie die Stärkekörner, während die sog. primäre Schicht dieser Zellen mit der Reaction gewöhnlicher Zellhäute übereinstimmt, und der Längsschnitt ebenfalls sich so verhält; 6) die Celluloseskelete, welche von extrahirten Stärkekörnern übrig bleiben und sich chemisch wie die Cellulose der Zellhaut verhalten, sind optisch von letzterer verschieden und stimmen mit der Stärke überein. — Mohl's Anschauungsweise war überhaupt eine wesentlich andere als die zuerst von Nägeli geltend gemachte; jener hatte gefunden, dass wenn der polarisirte Lichtstrahl durch ein dünnes Plättchen von Gyps oder Glimmer geht, die darauf liegenden Stärkekörner und Zellhäute ähnliche Verschiedenheiten zeigen, wie sogenannte positive und negative Krystalle. Nägeli zeigt aber, dass diese Unterscheidung nicht durchführbar ist, dass es zunächst nur darauf ankomme, die Lage und relative Grösse der Aetherdichtigkeitsaxen zu bestimmen. (Nägeli, Mittheilungen a. a. O. p. 198.)

2) Nägeli, Bot. Mitth. a. a. O. p. 200.

so dass die Differenz zwischen den beiden Extremen einer Verlängerung von 42 Proc., oder einer Verkürzung von 30 Proc. gleichkommt, ohne eine dem Auge bemerkbare Aenderung in den Interferenzfarben hervorzubringen, während beim anisotrop gewordenen Glasfaden[1]) eine Dilatation von 0,001 (also $^1/_{10}$ Proc.) genügt, um die Farbe merklich zu modificiren.« Verschiedene andere Zellhäute verhalten sich ganz ähnlich, und Nägeli führt es als ein ganz charakteristisches Merkmal der mit Wasser durchdrungenen organisirten Körper an, dass sie verhältnissmässig enorme mechanische Veränderungen erfahren können, ohne dass ihnen entsprechende optische Reactionen eintreten. Dass diese Eigenschaft nicht durch die chemische Beschaffenheit bedingt wird, folgert er daraus, dass Gummi, Dextrin, Zucker sich dem Glas und den Krystallen in jener optischen Beziehung gleich verhalten, während sie chemisch der Cellulose nahe stehen. — »Wenn man eine gerade Zellmembran«, fährt er fort[2]), »bis auf einen gewissen Grad biegt, oder eine gebogene Membran gerade streckt, so kehrt sie in ihre frühere Gestalt und Lage zurück; sie ist also innerhalb dieser Grenzen vollkommen elastisch; es finden keine dauernden Verschiebungen der kleinsten Theilchen statt. Die gebogene Membran, die ursprünglich gerade war, zeigt, wie oben erwähnt, die gleichen Interferenzfarben; nur sind jetzt die einen Aetherdichtigkeitsaxen, statt unter einander parallel, wie die Krümmungshalbmesser gestellt. Es beweist dies, dass innerhalb der Elasticitätsgrenzen keine anderen Verschiebungen der optisch wirksamen Elemente vorkommen, als dass sie eine der stattfindenden Biegung entsprechende äusserst geringe Drehung erfahren. Die organischen Körper besitzen also eine Elasticität, welche zum grössten Theil unabhängig ist von der Elasticität oder Aetherdichtigkeit in den optisch wirksamen Elementen.« Die Letzteren sind innerhalb der Zellhaut unter einander frei, wie die Körner eines Sandhaufens[3]), denn wären sie wie ein Gefüge von Balken oder wie die Wände der Bienenwaben verbunden, so würde Druck und Zug ihre optischen Eigenschaften nothwendig ändern. Die durch Biegungen der Zellhaut hervorgerufene Elasticität lässt die Aetherdichtigkeit in den doppelbrechenden Elementen aber völlig unberührt. Zu einem entsprechenden Resultat war Nägeli schon in seinem Werk über Stärkekörner (p. 342) gelangt, indem er hervorhob, dass die Volumenvergrösserung bei der Wasseraufnahme organisirter Gebilde nur dann erklärlich wird, wenn man annimmt, dass sich jedes Substanzmolecül mit einer Wasserhülle umkleidet, die es mit so grosser Kraft an sich zieht, dass dadurch die Attraction benachbarter Substanzmolecüle überwunden wird, wobei diese ausein-

1) »Wenn man einen Glasfaden biegt, so genügt eine sehr geringe Ausdehnung oder Zusammenziehung um deutliche optische Veränderungen hervorzurufen. — Hat das Glas eine Dicke von 20 Mik. (0,020 Mm.) und wird dasselbe um 0,012 seiner ursprünglichen Länge auseinandergezogen oder zusammengepresst, so erscheint es auf dem dunkeln Gesichtsfeld des Polarisationsmikroskops hellbläulich und das Roth erster Ordnung eines Gypsplättchens wird in Gelb I erniedrigt oder Blau II erhöht, u. s. w.« Nägeli, a. a. O. p. 201.

2) A. a. O. p. 202.

3) Brücke hat eine analoge Zusammensetzung für die Muskelfaser wahrscheinlich gemacht; nach ihm rührt die Anisotropie der letzteren von kleinen festen, isolirten Körpern her, die stärker Licht brechen als die isotrope Grundsubstanz in der sie eingebettet sind. Nägeli's krystallinische Molecüle entsprechen diesen Disdiaclasten Brücke's, statt der Grundsubstanz der Muskelfaser ist aber bei den imbibirten Pflanzengebilden das isotrope Wasser vorhanden.

anderrücken; wäre dagegen das Moleculargefüge ein schwammartiges, in welchem die Molecüle ein fest verbundenes Gerüst mit Zwischenräumen bildeten, welche in der wasserfreien Substanz Luft enthalten, bei der Imbibition sich mit Wasser füllen, so müsste das Volumen bei der Imbibition dasselbe bleiben. Die Stärke kann bis auf das 27fache ihres Volumens aufquellen und enthält dann nach Nägeli 90—98 Proc. Wasser; gallertartig aufquellende Cellulose kann selbst 200 Volumentheile Wasser aufnehmen; wären in diesen Fällen die festen Theile zu einem »maschigen Gerippe, dessen Zwischenräume Flüssigkeit aufnähmen, vereinigt, so müsste Stärke und Cellulose einen sehr hohen Grad von Dehnbarkeit besitzen, eine Eigenschaft, die ihnen (im trockenen Zustand) beinahe ganz mangelt.« Mit der Annahme, dass bei der Imbibition trockener Stärkekörner, Zellhäute, und Krystalloide das eindringende Wasser die Molecüle trennt und dabei zugleich geringe Aenderungen ihrer Lage und Richtung bewirkt, stimmt ferner die von Nägeli angegebene Thatsache überein, dass eine organisirte Substanz, welche eine Imbibitionsflüssigkeit aufnimmt, ihre doppelbrechenden Eigenschaften nie vermehrt, sondern in der Regel in stärkerem Maasse vermindert, als es die Zunahme des Querschnitts bedingt [1]).

II. Die Zusammenlagerung der Krystallmolecüle kann je nach der Natur der organisirten Gebilde verschieden sein. Bei den Krystalloiden [2]) von eiweissartiger Substanz werden sie sich in ähnlicher Weise neben einander legen, wie bei der Bildung eines echten Krystalls, d. h. die homologen Axen der einzelnen Molecüle werden in gleicher Weise orientirt sein; der Unterschied gegenüber dem echten Krystall ist dann nur der, dass in dem Krystalloid die einzelnen Krystallmolecüle sich mit Wasser umhüllen können, während der echte Krystall undurchdringlich ist; jene ändern daher durch Imbibition ihr Volumen und ihre Winkel. Ein ebenes Stück einer Zellhaut kann in dieser Beziehung mit einem Krystalloid verglichen werden, bei welchem nur zwei Flächen ausgebildet sind. Bei den concentrisch geschichteten Gebilden stellen sich dagegen gewisse homologe Axen sämmtlicher Krystallmolecüle radial, die anderen Axen tangential.

Dass die Krystallmolecüle nicht die einfachen Molecüle der chemischen Verbindung sind, sondern durch Vereinigung zahlreicher Molecüle entstehen, folgt zunächst aus ihrer sehr verschiedenen Grösse untereinander, und dass sie verschieden gross sind, folgerte Nägeli [3]) scharfsinnig aus dem verschiedenen Wassergehalt chemisch gleicher Substanz. Diese Schlüsse, die er zunächst nur auf die Stärkekörner anwandte, lassen sich ebenso auf die Zellhaut und selbst auf die Krystalloide übertragen, da in beiden wasserreiche und wasserarme Partien neben einander vorkommen. — Wenn die doppelbrechenden Krystallmolecüle eines Stärkekorns u. s. w. einander an Grösse gleich wären, so müsste der Wassergehalt des Korns an allen Stellen desselben auch derselbe sein; denn das in der Substanz enthaltene Wasser wird durch die Molecüle angezogen, und wenn diese gleich gross und gleich schwer sind, so ist kein Grund vorhanden, warum die einen mehr, die anderen weniger Wasser anziehen sollten. Den verschiedenen

1) Nägeli, Bot. Mitth. a. a. O. p. 205.

2) Nägeli, »Ueber die aus Proteinsubstanzen bestehenden Krystalloide der Paranuss.« Bot. Mitth. a. a. O. 11. Juli 1862. p. 238.

3) »Stärkekörner« p. 333 und 344.

Wassergehalt in den dichten und weichen Schichten eines Stärkekorns (einer Zellhaut, eines Krystalloids) auf chemische Unterschiede der Molecüle, vermöge deren sie verschieden dicke Wasserhüllen festhalten könnten, zurückzuführen, ist unmöglich, weil dann den unzähligen, wechselnden Abstufungen des Wassergehalts eines Stärkekorns ebenso viele chemische Verschiedenheiten der Molecüle entsprechen müssten. Dagegen wird der verschiedene Wassergehalt an verschiedenen und benachbarten Stellen innerhalb eines Stärkekorns, einer Zellhaut oder eines Krystalloids vollkommen begreiflich, wenn man mit Nägeli annimmt, dass die wasserreichen Stellen aus kleinen, die wasserarmen aus grossen krystallinischen Molecülen bestehen, wobei die Letzteren selbst für Wasser völlig undurchdringlich sind, und solches nur auf ihrer Oberfläche ansammeln. Nimmt man nun vorläufig an, dass chemisch gleichartige Molecüle von verschiedener Grösse doch gleich dicke Wasserhüllen um sich sammeln, so muss ein Kubikmillimeter voll kleiner Molecüle eine wasserreiche, ein Kubikmillimeter voll grosser Molecüle eine wasserarme Substanz bilden. Nägeli zeigt aber durch Rechnung, welche sich einmal auf die Annahme stützt, dass die Molecüle das Wasser anziehen durch eine Kraft, die von ihrer Masse ausgeht, dass dann die grösseren zusammengelagerten Molecüle eine dünnere Wasserhülle haben müssen als die kleineren Molecüle und die Rechnung führt zu demselben Ergebniss, wenn man annimmt, dass die Molecüle das Wasser mit einer Kraft anziehen, die nur von ihrer Fläche ausgeht. Mit zunehmender Grösse der Molecüle muss sich also auch aus diesen Gründen der Wassergehalt einer Schicht im Stärkekorn oder der Zellhaut vermindern, und umgekehrt ist der grössere oder geringere Wassergehalt einer Schicht durch verschiedene Grösse der Molecüle zu erklären.

Wenn in einer chemisch gleichartigen Substanz, welche bald 14, bald 70 bald 98 pCt. Wasser enthält, die Molecüle ähnlich gestaltet und gleichförmig angeordnet sind (was durch die Polarisationswirkungen bewiesen wird), so müssen sie im ersten Falle um das 1000- und 9000fache grösser sein als im zweiten und dritten Fall. Demnach enthält die dichteste Stärke Molecüle, welche 9000 mal grösser sind als die der weichsten und wasserreichsten Stärkeschichten; wahrscheinlich ist aber die absolute Zahl jener noch ein Multiplum von 9000, weil die Molecüle der weichsten Stärke selbst sehr wahrscheinlich aus mehreren einfachen Molecülen zusammengesetzt sind. Für die dichteste und wasserreichste Zellhaut würde sich dieser Unterschied in der Grösse der Molecüle noch auffallender herausstellen, weil hier die Differenzen des Wassergehalts noch weit grösser sind. — Die Grösse der krystallinischen Molecüle kann sich steigern durch Auflagerung einfacher Molecüle auf sie; die aus krystallinischen Molecülen bestehende Substanz wird alsdann dichter, wie dies bei dem Wachsthum der Stärkekörner stattfindet. Die Mutterlauge, aus welcher das organisirte Gebilde seine Substanz bezieht, dringt zwischen die zusammengesetzten Molecüle ein und diese lagern die gleichartige Substanz auf ihre Oberfläche, wie ein wachsender Krystall; während also das Ganze durch Intussusception wächst, vergrössern sich seine Molecüle doch nur durch Apposition. — Eine Verkleinerung der Molecüle könnte eintreten durch Auflösung derselben, indem das Lösungsmittel zwischen sie eindringt und jedes Krystallmolecül von aussen her abschmilzt; ein solcher Fall ist indessen noch nicht mit Sicherheit bekannt; dagegen können die Molecüle nach Nägeli sich durch Zersplitterung, durch Zerfallen in einzelne Stücke verkleinern; er

schliesst dies aus den Quellungserscheinungen der Stärkekörner; die durch ein Quellungsmittel dauernd veränderte Substanz derselben lagert enorme Massen Wasser ein und nimmt entsprechend an Volumen zu; es kann dies nach obigem nur dadurch geschehen, dass die Molecüle zugleich zahlreicher und kleiner werden, was in diesem Falle kaum anders als durch Zerfällung derselben denkbar ist. Jedes Stück eines Molecüls bildet seine Wasserhülle um sich und drängt so die anderen bei Seite, wodurch gleichzeitig der Wasserreichthum und die Volumenzunahme der Substanz sich erklärt. Mit dieser Annahme stimmt dann auch die später von Nägeli mitgetheilte Beobachtung[1]), dass Stärkekörner und Zellhäute, welche durch Hitze, Alkalien und Säuren aufquellen, mit der Volumenzunahme ihre doppelbrechenden Eigenschaften vollständig verlieren.

III. Die Imbibition[2]) der organisirten Gebilde, d. h. ihre Fähigkeit Wasser unter Volumenzunahme zwischen ihre Substanztheile einzusaugen, beweist, dass die Molecüle eine grössere Anziehungskraft zum Wasser als zu den benachbarten Substanzmolecülen haben; dies ist aber nur so lange der Fall, als die Entfernung der Substanzmolecüle unter sich eine gewisse Grenze nicht erreicht; ist dieselbe erreicht, so hört die weitere Wasseraufnahme auf, weil nun die Anziehung der Substanzmolecüle untereinander ebenso gross oder grösser ist, als die zum Wasser. Diese Thatsache lässt sich nach Nägeli so darstellen, dass die Anziehung des Wassers zur Substanz höheren Potenzen der Entfernung umgekehrt proportional ist[3]), als die Anziehung der Substanzmolecüle unter sich; nennt man nun jene Anziehung B, diese A und bezeichnet D die Entfernung zweier Substanztheilchen, so würde die Imbibition aufhören, wenn $\frac{B}{D^{p+q}}$ gleich geworden ist, dem Werth $\frac{A}{D^p}$. Von dieser Vorstellung ausgehend zeigt nun Nägeli, dass grössere Molecüle durch dünnere Wasserschichten getrennt sind als kleinere Molecüle; die Rechnung ergiebt dieses Resultat sowohl dann, wenn man voraussetzt, das Wasser werde durch die Masse der Molecüle, als auch dann, wenn man annimmt, es werde nur durch die Oberfläche derselben angezogen. Dass aber auch bei beständig zunehmendem Wachsthum der Substanzmolecüle eine Berührung derselben nicht eintreten kann (wenn nämlich der imbibitionsfähige Körper von Flüssigkeit umgeben ist), folgt ebenfalls aus Obigem, weil mit abnehmender Entfernung die Anziehung der Substanz zum Wasser schneller zunimmt als zur Substanz. Jene Vorstellung führt ferner zu dem Schluss, dass die Wasserhülle eines krystallinischen Molecüls an verschiedenen Stellen seiner Oberfläche eine verschiedene Mächtigkeit haben muss[4]): dem kleineren Durchmesser entspricht eine dickere Wasserhülle als dem grösseren Durchmesser desselben Molecüls. Die Substanzmolecüle werden daher in der Richtung ihrer längsten Axen fester cohäriren als senkrecht dazu. Wenn nun Stärkekörner austrocknen, so erhalten sie vom organischen Centrum ausgehend, Risse, welche radial ver-

---

1) Bot. Mitth. a. a. O. p. 205.

2) Nägeli »Stärkekörner« p. 345 und besonders p. 346.

3) Ueber die Zulässigkeit einer solchen Anschauungsweise, welche Kräfte annimmt, die nicht blos dem Quadrat, sondern auch höheren Potenzen der Entfernung umgekehrt proportional sind, vergl. Fechner »Atomenlehre« (Leipzig 1864) p. 126 und Cap. XXV.

4) »Stärkekörner« p. 355.



laufen, und die Schichten rechtwinkelig durchbrechen; dies beweist, dass die Austrocknung zwischen den Molecülen jeder Schicht mehr Wasser entführt als zwischen je zwei Schichten, und dass der Zusammenhang der consecutiven concentrischen Molecularschichten grösser ist, als der seitliche Zusammenhang der Molecüle einer und derselben Schicht; daraus ist nun nach dem Vorigen zu schliessen, dass die krystallinischen Molecüle der Stärkekörner ihre längsten Axen in radialer Richtung liegen haben, und vielleicht hängt dies mit der Angabe Nägeli's zusammen, dass die Axe der geringsten Aetherdichtigkeit bei den Molecülen der Stärkekörner senkrecht zur Schichtung liegt.

IV. Ueber die erste Entstehung der krystallinischen Molecüle, welche den Uranfang eines Stärkekorns oder eines Krystalloids innerhalb der Mutterlauge oder einer Zellhaut auf der Aussenfläche des Protoplasmas bilden, hat sich Nägeli seit der Publication seiner eingangs genannten Theorie noch nicht ausgesprochen[1]), dafür aber eine sehr ausführliche Darstellung der Molecularvorgänge bei dem Wachsthum der Stärkekörner gegeben, die sich auch noch jetzt festhalten und zudem in ihren wichtigsten Grundzügen auf die Zellhaut und die Krystalloide übertragen lässt. Es ist hierbei im Voraus zu bemerken, dass die Darstellung der Molecularprocesse des Wachsthums sich gänzlich auf die Thatsache stützt, dass Letzteres überall durch Intussusception stattfindet; diese Thatsache ist in ihrem Bestande ganz unabhängig von der Moleculartheorie und gerade deshalb eine Stütze derselben. Uebrigens muss ich mich auch hier damit begnügen, die Vorgänge mehr zu schildern und in einem Gesammtbilde zusammenzufassen, als sie im Einzelnen zu begründen, da dies nicht ohne grosse Weitschweifigkeiten möglich ist; auch kann dies hier um so eher unterbleiben, da Nägeli die Gründe seiner Ansichten in seinem grossen Werk ausführlich erörtert hat.

Zwischen den krystallinischen Molecülen eines organisirten und imbibirten Gebildes liegen nicht nur die Wasserhüllen derselben, sondern es bleiben auch andere Räume frei, welche mit Flüssigkeit erfüllt sind, die Molecularinterstitien; die Mutterlauge[2]), aus welcher sich das Stärkekorn, die Zellhaut oder das Krystalloid bildet, dringt in diese Interstitien ein. Die verschiedenen Anziehungen, welche sich nun geltend machen, führen einerseits zur Vergrösserung und Neubildung von krystallinischen Molecülen, anderseits bewirken sie ein beständiges Nachströmen der Lösung in die Interstitien. Die in der Mutterlauge gelösten Molecüle können bei der Ernährung eines Krystalloides möglicherweise dieselbe chemische Natur haben, wie die daraus sich bildenden Krystallmolecüle; bei der Zellhaut und dem Stärkekorn aber muss die Substanz der gelösten Molecüle der Mutterlauge in dem Augenblick, wo sie zu krystallinischen Molecülen sich vereinigen, eine chemische Umänderung erfahren, da es keine gelöste Stärke oder Cellulose in der lebenden Zelle giebt. Nägeli ist geneigt, das Dextrin für die gelöste Substanz zu halten, aus deren Festwerden und chemischer Umwandlung Stärke (und Cellulose) entsteht; ebenso gut, vielleicht mit mehr Recht könnte

1) Vergl. jedoch »Stärkekörner« p. 368.

2) Die Lösung, die ich hier der Kürze wegen als Mutterlauge bezeichne, kann für das Stärkekorn der Zellsaft, resp. eine das Chlorophyll durchtränkende Substanz sein, für die Zellhaut muss man sich darunter eine aus dem Protoplasma ausschwitzende Lösung denken, welche in die schon vorhandene Haut eindringt.

man die Glycose dafür halten. — Die Anziehung der krystallinischen Molecüle des organisirten Gebildes zum Wasser ist grösser als die zu den Lösungsmolecülen in der Mutterlauge, nimmt aber mit der Entfernung schneller ab, als bei den letzteren. Die in das Stärkekorn von aussen her eindringende Nährflüssigkeit muss daher in diesem folgende Anordnung zeigen[1]: »Die Hüllen von Flüssigkeit, welche die Molecüle umgeben, bestehen aus einer verdünnten Lösung der Art, dass zunächst der Oberfläche (des Molecüls) selbst Wassertheilchen befindlich sind und dass die dazwischen eingestreuten Substanzatome (Molecüle der Mutterlauge) um so zahlreicher werden, je weiter man sich der äusseren Grenze (der Wasserhülle) nähert. In den zwischen den Wasserhüllen befindlichen Interstitien ist eine concentrirtere Flüssigkeit enthalten (welche der äusseren Hülle des einzeln und frei schwimmenden Molecüls entspricht); eine concentrirtere Lösung umgiebt auch das ganze Korn (d. h. ausserhalb der Wasserhüllen der äussersten Molecüle)«. In einem solchen System wird nun das Gleichgewicht der Kräfte gestört durch jede chemische und physikalische Aenderung der imbibirten und der umgebenden Lösung. Da innerhalb des organisirten Gebildes die Auflagerung der gelösten Molecüle auf die schon vorhandenen krystallinischen stattfindet, da ferner die ersteren zur Neubildung von letzteren im Inneren benutzt werden, so muss eine beständige Strömung von aussen nach innen stattfinden, die sich vorzugsweise in den Molecularinterstitien bewegt, näher der Oberfläche jedes krystallinischen Molecüls muss die Bewegung langsamer sein. Da von der eingedrungenen Mutterlauge weit mehr Substanz als Wasser eingelagert und festgehalten wird, so muss ein Theil des Letzteren wieder austreten was wahrscheinlich näher an der Oberfläche der Molecüle durch eine auswärts gerichtete Strömung geschieht. Die Heftigkeit dieser Bewegungen muss sehr gross sein[2], und die bewegten Lösungsmolecüle können vermöge ihrer Trägheit die Wasserhüllen der krystallinischen Molecüle durchbrechen und sich der Oberfläche der Letzteren so nähern, dass sie der chemischen Anziehung derselben, die auf weit geringere Entfernungen wirkt, unterliegen und auf der Oberfläche der Krystallmolecüle niedergeschlagen und angelagert werden. Auf ähnliche Weise müssen innerhalb der Interstitien neue kleine Krystallmolecüle entstehen. Die Bewegung der gelösten Substanz in den Interstitien muss mancherlei Unregelmässigkeiten haben und hin und wieder können zwei oder mehr der gelösten Molecüle so heftig zusammenprallen, dass sie sich trotz ihrer dicken Wasserhüllen einander hinreichend nähern, um sich vermöge ihrer chemischen Kraft zusammenzulagern und nun als ein Molecül eine gemeinsame Wasserhülle zu bilden. Dieses Molecül wächst dann durch Opposition wie vorhin. — Die Vergrösserung der Krystallmolecüle wird um so schneller erfolgen, je grösser sie bereits sind, da mit ihrer zunehmenden Grösse die Wasserhüllen dünner und von den Lösungsmolecülen leichter durchbrochen werden. Mit zunehmendem Wachsthum nähern sie sich einander jedoch immer mehr und endlich werden die Interstitien zwischen ihnen immer kleiner, so dass die Bewegung der Mutterlauge

1) Nägeli »Stärkekörner« p. 356.

2) Von den Kräften, die hierbei thätig sind, gewinnt man eine Vorstellung, wenn man bedenkt, dass nach Jamin die Imbibitionskraft der Stärke und des Holzes auf mehr als 5—6 Atmosphärendruck angeschlagen werden kann.

in diesen sich verlangsamt, wodurch das weitere Wachsthum der Molecüle selbst ebenfalls langsamer wird. Zugleich resultiren aus dem Wachsthum der Molecüle Spannungen der Molecularschichten, die ihrerseits dazu beitragen, die Interstitialräume an gewissen Stellen zu vergrössern und an diesen die Neubildung und das Wachsthum krystallinischer Molecüle zu befördern. Von Letzterem giebt Nägeli eine sehr eingehende Darstellung bezüglich der Stärkekörner, deren Anwendung auf die Zellhaut er indessen noch nicht angedeutet hat, und welche auf diese nicht ohne Weiteres übertragen werden kann, da hier das Wachsthum andere Spannungen erzeugt als bei den Stärkekörnern.

Wie schon aus den Citaten hervorgeht, ist das Vorstehende, was ich unter dem Titel »Nägeli's Theorie« zusammenstellte, von diesem nicht in dem hier gewählten Zusammenhang dargestellt worden, doch, hoffe ich, wird meine Darstellung seinen Ansichten sich soweit anschmiegen, als dies von Seiten eines Dritten überhaupt möglich ist. Eine Schwierigkeit lag für mich darin, dass Nägeli seit dem Erscheinen seines grossen Stärkewerks seine Ansicht über die Form der Molecüle erheblich geändert hat.

a. Stärkekörner.

§ 107. **Zerlegung des Stärkekorns in seine näheren und entfernteren Bestandtheile.** Die mikroskopische Betrachtung zeigt die einfachen Stärkekörner im unveränderten Zustande als solide Körper[1]), welche, wenn sie eine hinreichende Grösse erreicht haben, von aussen nach innen abwechselnd aus dichteren und minder dichten Schichten bestehen, die sich concentrisch um einen organischen Mittelpunct (der meist nicht mit dem der Masse zusammenfällt) herumlegen. Die weichen Stellen erscheinen röthlich, die dichteren weisslich oder bläulich weiss; gewöhnlich ist die Grenze zwischen je einer dichten und einer weichen Schicht scharf gezogen[2]). — Jede dieser Schichten besteht aus einer Zusammenlagerung von Stärkesubstanz und Wasser, das Letztere ist in um so reichlicherer Menge vorhanden, je weicher und je weniger dicht die Schicht erscheint; die dichtesten Schichten sind die wasserärmsten. — Die Stärkesubstanz selbst besteht aus zwei chemisch verschiedenen organischen Verbindungen, die sich durch ihre Löslichkeit und Reaction gegen Iod von einander unterscheiden, aber an jedem sichtbaren Puncte des Korns so innig zusammengelagert sind, dass nach der Extraction der löslicheren (Granulose) ein Gerüste übrig bleibt, welches aus der minder löslichen Substanz (Cellulose) bestehend, sämmtliche Structurverhältnisse des ganzen Korns noch besitzt. Es bleibt indessen ungewiss, ob jedes der doppelbrechenden Molecüle (Krystallmolecüle) des Korns gleichzeitig aus beiden Substanzen zusammengesetzt ist, oder ob das ganze Korn aus einem Gemenge verschiedener Molecüle besteht, von denen die einen nur Granulose, die anderen nur »Cellulose« enthalten. Die chemische Natur der beiden Bestandtheile ist bis jetzt nicht genau bekannt. — Durch chemisch wirkende Mittel, welche das ganze Korn in seiner Gesammtmasse angreifen und es als solches zer-

---

1) Nägeli »Stärkekörner« p. 16.

2) Von den zusammengesetzten Stärkekörnern können wir, wie leicht ersichtlich, hier zunächst absehen, da das Gesagte auch für jedes Theilkorn gilt.



stören, wird die aus jenen zwei Verbindungen bestehende Gesammtmasse des Korns in Dextrin und Glycose (Dextrose) umgewandelt und nach einer neueren Angabe soll dies durch Spaltung geschehen, so dass (unter Wasseraufnahme) gleichzeitig Dextrin und Dextrose entsteht. Das Verhalten der dichten und weichen Schichten, so wie der zweierlei Substanzen (aus denen sie bestehen) bei dieser Umwandlung ist noch nicht genauer bekannt, doch greifen die die Metamorphose bewirkenden Mittel die Granulose schneller als die »Cellulose« an. — Ein Theil des (zertrümmerten) Stärkekorns ist endlich in kaltem Wasser löslich und das Gelöste behält eine der charakteristischen Eigenschaften der Granulose, nämlich die, sich mit Iod sofort blau zu färben; es ist aber fraglich, ob die ganze Masse der Granulose eines Korns, oder nur ein Theil derselben in kaltem Wasser löslich ist. Diese wässerige Lösung eines Bestandtheils des Stärkekorns kommt in der Pflanze nicht vor und ist nicht fähig den lebenden Primordialschlauch diosmotisch zu durchdringen[1]).

α) Wassergehalt. Trockene Kartoffelstärke nimmt nach Nägeli bei 20° C. im dampfgesättigten Raum[2]) in 4—6 Tagen, bis sie keine Gewichtszunahme mehr zeigt, so viel Wasser auf, dass dieses 35 pCt. beträgt; wahrscheinlich hat sie im frischen Zustande mehr Wasser und man kann dann 40 pCt. oder ²/₅ des Gewichts als Wasser ansehen. Andere Stärkesorten sind aber wasserreicher, es giebt deren, welche 60—70 pCt. enthalten, wie Nägeli aus den sich bildenden Hohlräumen schliesst. Dieser Wassergehalt kann als der zur normalen Organisation gehörende betrachtet werden. — Wenn trockene Kartoffelstärke 54 pCt. aufnimmt, so vermehrt sich ihr Volumen nach Payen um 50 pCt.; lufttrockene Kartoffelstärke enthält noch 18 pCt. Wasser. Dass der Unterschied der dichteren und minder dichten Schichten des Korns, der sich optisch geltend macht, auf einem verschiedenen Wassergehalt der gleichen Substanz beruht, folgert Nägeli aus dem Umstand, dass Wasserentziehung (z. B. durch absoluten Alkohol) alle minder dichten (röthlichen) Stellen verschwinden macht, indem diese unter Zusammenziehung des ganzen Korns in ihrem Aussehen den dichtesten Schichten gleich werden, die Schichtung verschwindet und das ganze Korn wird weisslich; die nun gleichartige Dichtigkeit des ganzen Korns übertrifft die der dichtesten Substanz im frischen Zustande um etwas. — Der Wassergehalt des Korns nimmt, neben diesem Wechsel der Schichten, von aussen nach dem organischen Centrum zu, indem, je weiter nach innen, die weichen, je weiter nach aussen die dichten Schichten überwiegen; dies gilt auch für zusammengesetzte Körner, doch hat dann jedes Theilkorn sein Maximum des Wassergehalts. In jeder einzelnen Schicht für sich ist der Wassergehalt in Richtung der Tangenten grösser als in Richtung der Radien, weil beim Austrockenen die sich bildenden Risse jederzeit radial die Schichten durchbrechen, was offenbar nur durch einen grösseren Wasserverlust in den tangentialen als in den radialen Richtungen erklärlich ist. — Wenn getrocknete Stärke wieder Wasser aufnimmt, so findet die Einlagerung nicht wieder genau in der ursprünglichen Weise statt; die im Centrum beim Austrocknen entstandene Höhlung und die Risse verschwinden nicht; daraus folgt, dass die Einlagerung des Wassers bei dem Wiederbefeuchten stärker in der Rinde, überhaupt den dichten Schichten stattfindet.

β) Die Zerlegung der Stärkesubstanz in zwei chemisch verschiedene Bestandtheile, welche beide an allen Puncten des Korns vereinigt sind, wurde zuerst durch die Einwirkung des Speichels 1856 von Nägeli entdeckt. Er fand[3]), dass der Speichel bei 40—47° C.

---

1) Die mineralischen und sonstigen Einlagerungen des Stärkekorns sind der Masse nach so unbedeutend und dazu so wenig bekannt, dass sie hier übergangen werden dürfen. Nach Nägeli sollen die Körner auch condensirte Gase enthalten.

2) Nägeli: »Stärkekörner« p. 53—54.

3) Nägeli: »Stärkekörner« p. 121.



in die Stärkekörner eindringt und von aussen nach innen vorschreitend eine Substanz (die Granulose) zum Verschwinden bringt, so dass das übrig bleibende etwas verkleinerte Korn noch sämmtliche Structurverhältnisse des ganzen Korns, zumal die Schichtung, die schon vorher vorhandenen Risse u. s. w. zeigt; das zurückbleibende Gerüst ist sehr substanzarm, wie man schon an der Beweglichkeit desselben im Wasser erkennt und färbt sich mit Iod nicht mehr blau, sondern roth und in ähnlichen Tönen. Trotz seiner Substanzarmuth ist das extrahirte Korn doch brüchig, es zieht sich beim Eintrockenen zusammen, und zeigt dieselbe Reaction auf polarisirtes Licht, wie das ganze Korn (Mohl). Dass die zurückbleibende Substanz Cellulose sei, schliesst Nägeli aus ihrem Verhalten gegen Iod, welches dem der Cellulose entspricht[1]). — Nach H. v. Mohl[2]) findet die Extraction der Körner von Canna indica durch Speichel bei 35—40° C. langsam, bei 50—55° C. in wenigen Stunden statt, eine weit geringere Temperatur genügt für die Weizenstärke, eine höhere ist für die der Kartoffel erforderlich. Das zurückbleibende Gerüst unterscheidet sich nach v. Mohl von dem unversehrten Korn dadurch, dass es in kaltem Wasser nach Quetschung nicht aufquillt, dass es selbst in kochendem Wasser unverändert bleibt. Behandelt man die extrahirten Körner nochmals mit Speichel, so bleiben sie unverändert, selbst bei 70° C.; bei so hoher Temperatur wird aber das nicht extrahirte Korn von Speichel vollständig aufgelöst. — Nach Melsens soll eine ähnliche Extraction, wie mit Speichel auch durch organische Säuren, Diastase, Pepsin eintreten[3]) und nach Nägeli scheint verdünnte Salzsäure und Schwefelsäure, welche keine Quellung hervorbringt, bei langer Einwirkung ebenso sich zu verhalten[4]). Franz Schulze[5]) hat neuerlich gezeigt, dass gesättigte Kochsalzlösung, welche 1 pCt. wasserfreie Salzsäure enthält, bei 60° C. in 2—4 Tagen eine Extraction der Granulose bewirkt; es sind auf 1 Theil frischer Stärke 36—40 Theile jener Flüssigkeit nöthig. Das Residuum beträgt nach Dragendorff 5,7 pCt. bei der Kartoffelstärke; 2,3 pCt. bei der des Weizens; 3,1 pCt. bei dem Arrow root. Die beginnende Auflösung der Stärke bei der Keimung hat oft viel Aehnlichkeit mit der Extraction durch diese Mittel; im Endosperm keimenden Weizens wird stellenweise die löslichere Substanz extrahirt, wobei an diesen Stellen die Schichtung deutlicher wird, später zerfällt das Korn und die Bruchstücke verschwinden; bei Phaseolus findet man in den Cotyledonen keimender Pflanzen die Körner, bevor sie in Bruchstücke zerfallen, oft noch wohl erhalten, aber Iod färbt sie nicht mehr blau, sondern kupferroth, gleich den durch Speichel oder durch die Schulze'sche Flüssigkeit extrahirten Körnern; später zerfallen auch sie und werden gelöst; bei der keimenden Kartoffel und im Wurzelstock von Canna lanuginosa dagegen schreitet die Auflösung von aussen nach innen fort, indem dichte und weiche Schichten abschmelzen, wie bei einem sich lösenden Krystall (s. Nägeli Stärkekörner Tafel XVII)'; vielleicht wirkt hier das lösende Mittel zu heftig, um den Unterschied beider Substanzen hervortreten zu lassen, ähnlich wie Speichel bei zu hoher Temperatur (70° C.)[6]).

γ) Die Löslichkeit der Stärkekörner in kaltem Wasser hat für die Physiologie ein praktisches Interesse, insofern sich innerhalb der Pflanze die Substanz, welche Stärkekörner bildet, diosmotisch durch Zellwände hindurch bewegen, also in wässeriger, kalter Lösung vorhanden sein muss. Nun zeigt die Beobachtung einerseits, dass zerdrückte und zerkleinerte Stärkekörner an Wasser eine gelöste Substanz abgeben, die durch Iod sofort gebläut wird (also Granulose ist); dennoch findet sich eine solche Lösung in den Pflanzen

1) Nägeli hat diese Ansicht den Einwürfen Mohl's gegenüber neuerlich noch zu befestigen gesucht in »Botan. Mittheil.« a. a. O. p. 389. Obwohl die präcise Feststellung dieser Identität schon wegen der wechselnden Eigenschaften der Zellhautcellulose selbst manches Precäre hat, scheint Nägeli doch im Recht zu sein.

2) H. v. Mohl: Botan. Zeitg. 1859. p. 226.

3) Melsens: Institut 1857. p. 161.

4) Nägeli: Bot. Mitth. a. a. O. 390 ff.

5) Journal f. Landwirthschaft von Henneberg 10. Jahrg. Heft III. p. 214.

6) Vergl. Nägeli: »Stärkekörner« p. 93.

nicht; man müsste ihre Existenz offenbar am ehesten in solchen Geweben nachweisen können, wo sich Stärkekörner gleichzeitig lösen und wieder neu bilden, also in den Geweben keimender Kartoffeln, Bohnen, Getreidekörner; ich habe mich aber überzeugt, dass diese mit Iod sich blau färbende Stärkelösung in solchen Geweben niemals vorkommt[1]; demnach müssen die Stärkekörner aus einer Mutterlauge sich bilden, die keine Stärke enthält; wahrscheinlich ist es Glycose, welche das Material zur Stärkebildung liefert und in diesem Falle muss die chemische Umwandlung mit dem Festwerden gleichzeitig stattfinden. Uebrigens würde die wässerige Stärkelösung, auch wenn sie in der Pflanze sich bildete, doch ungeeignet sein, den Transport der Stärkemoleciüle von Zelle zu Zelle zu bewirken, weil sie nach Nägeli unfähig ist, den lebenden Primordialschlauch zu durchdringen[2]. Aus Letzterem folgert Nägeli, dass die in kaltem Wasser gelöste Stärke nur vertheilt, nicht im chemischen Sinne gelöst sei, obgleich sie die Zellhaut diffundirend durchdringt; allein dieses Kriterium ist nicht stichhaltig; denn dann würde man auch die Farbstoffe nicht für aufgelöst halten dürfen, da sie wohl die Zellhaut, nicht aber den lebenden Protoplasmaschlauch durchdringen, was Nägeli selbst entdeckt hat. Statt nun die Stärke und die Farbstoffe wegen dieser Eigenschaft für nicht eigentlich gelöst zu erklären, scheint es besser zu sagen, der Primordialschlauch ist für manche gelöste Stoffe (Stärke, Farbstoffe) diosmotisch undurchdringlich, so lange er lebt. Das für die Physiologie wichtigste Ergebniss ist aber jedenfalls dies, dass die gelöste Stärke eben dieser Eigenschaft wegen für den diosmotischen Transport in den Geweben ungeeignet ist, und dass sie deswegen auch in diesen nicht vorkommt.

Die Lösung in kaltem Wasser tritt nicht ein, solange das Korn unverletzt ist, sie erfolgt erst, wenn es gedrückt wird[3]; das Gelöste beträgt immer nur einen kleinen Bruchtheil der Substanz. Zerdrückt man nach Mohl (a. a. O. p. 228) ein frisches Stärkekorn im Wasser und setzt Iod zu, so wird eine blaue Verbindung in Form feinkörniger gallertartiger Häute gefällt. Guerin-Varry[4] und Delffs fanden, dass kaltes Wasser Stärke aufnimmt, wenn sie vorher mit Sand fein zerrieben wurde; das Filtrat giebt die Iodreaction und setzt selbst nach monatelangem Stehen keine Iodstärke ab, und in der blauen Flüssigkeit soll unter dem Mikroskop keine Spur von Körnchen zu finden sein[5].

δ) A n d e r e L ö s u n g s m i t t e l als kaltes Wasser bewirken gleichzeitig mit der Auflösung auch eine chemische Veränderung und um so begründeter ist daher die Annahme, dass bei der Bildung der Stärkekörner in der Zelle auch umgekehrt mit dem Festwerden der Substanz jederzeit eine chemische Umänderung eintritt, d. h. dass die Stärke als solche erst im Moment des Festwerdens sich bildet. — Fortgesetztes Kochen in Wasser[6] oder in wässerigen Säuren verwandelt die Stärkekörner in Dextrin und endlich in Dextrose, auch Kochen in Kalilösung erzeugt Dextrin. Die stickstoffhaltigen organischen Verbindungen: Diastase, Hefeferment, Speichel, Leim, Kleber verwandeln das Korn in Dextrin und Dextrose (Glycose). Nach Musculus findet dabei eine Spaltung in folgender Weise statt:

$$\underset{\text{Stärke}}{C_{18} H_{30} O_{15}} + H_2 O = \underset{\text{Dextrin}}{C_{12} H_{20} O_{10}} + \underset{\text{Dextrose.}}{C_6 H_{12} O_6}$$

Erst wenn alles Stärkemehl verschwunden ist, soll nach Musculus das Dextrin seinerseits in Dextrose sich umwandeln. — Da alle diese sehr verschiedenen Lösungsmittel die Stärke chemisch verändern, und da in der Pflanze ähnliche Lösungsmittel sich finden, da ferner in der Pflanze gewöhnlich, wo Stärke sich bildet, Glycose nachzuweisen ist, so darf man schliessen,

---

1) Vergl. auch Nägeli: »Beiträge zur wissensch. Bot.« Leipzig II. p. 187 ff.

2) Nägeli: »Stärkekörner« p. 170.

3) Man kann daraus schliessen, dass im unverletzten Korn schon gelöste Substanz vorhanden, aber nicht im Stande ist durch die Schichten desselben herauszudiffundiren.

4) Ann. de Chimie et de Phys. LVI. 225.

5) Vergl. Dragendorff in Henneberg's Journal f. Landw. 10. Jahrg. II. 211 und Canstatt Jahresber. der Fortschr. der ges. Medizin IV. 1862. p. 3.

6) Kekulé: Lehrb. d. organ. Chemie II. 386.



dass auch in der Pflanze das Material der Stärkebildung nicht eine Stärkelösung sondern eine Glycoselösung sei, und dass die Stärke, wenn sie sich löst, in Glycose sich umwandelt. »Wenn Stärkekörner im lufttrockenen Zustande geröstet werden, so verwandeln sich zuerst die weicheren Partien in Dextrin und werden dann in Berührung mit Wasser aufgelöst, indess die übrigen Theile aufquellen; es verschwindet daher immer zuerst der Kern mit den innersten Schichten, darauf zuweilen die übrigen weichen Schichten, so dass die dichten mehr oder weniger von einander getrennt, zurückbleiben« — »Diejenigen Flüssigkeiten, welche die Stärkekörner aufquellen machen (Wasser in der Siedhitze, verdünnte Kalilösung, wasserhaltige mineralische Säuren) lösen immer zuerst den Kern auf und darauf die Schichten von innen nach aussen. Da mit dem Aufquellen häufig die Bildung von Rissen verbunden ist, so findet der Auflösungsprocess auch von der inneren Oberfläche der Risse statt« (Nägeli: Stärkekörner p. 92). In concentrirten Mineralsäuren findet keine Quellung statt, das Korn schmilzt von aussen her ab.

§ 108. Quellungserscheinungen am Stärkekorn[1]). Durch den gleichzeitigen Einfluss höherer Temperatur und des Wassers, oder durch den von Säuren und Alkalien mit Wasser wird die innere Structur des Stärkekorns zerstört, seine Molecularkräfte verändert und dies macht sich besonders dadurch geltend, dass die Substanz in diesem Zustand befähigt ist, weit grössere Wassermengen zu imbibiren und dabei ihr Volumen weit mehr zu vergrössern als im unverletzten Zustande. — Um diese Veränderung zu bewirken, muss ein bestimmter Temperaturgrad und eine bestimmte Concentration des gelösten Quellungsmittels überschritten werden; unterhalb dieser Grenze wird auch bei lange dauernder Einwirkung keine Quellung hervorgebracht[2]). Jene Temperaturgrenze, bei welcher unter Mitwirkung von Wasser die Quellung beginnt, liegt nach Nägeli bei 55° C. für die grösseren (wasserreicheren), bei 65° C. für die kleineren Körner. Im trockenen Zustande werden die Stärkekörner erst dann durch die Temperatur verändert, wenn diese 190—200° C. übersteigt, die so eingetretene Aenderung macht sich bei der Befeuchtung durch Quellung geltend[3]). Der Concentrationsgrad, welcher bei alkalischen und sauren Lösungen überschritten sein muss, um Quellung zu bewirken, scheint unbekannt zu sein.

Die Veränderung der Molecularstructur durch die Quellungsmittel ist dauernd, der neue Zustand persistirt auch dann noch, wenn das Quellungsmittel selbst entfernt wurde.

Die Wirkung der Quellung ist gewöhnlich ungleichförmig an verschiedenen Stellen eines Korns. Die erste Einwirkung erfahren die wasserreichen Theile, der Kern und die inneren weichen Schichten, daher sind auch die kleinen, dichten Körner resistenter. Bei länger dauernder Einwirkung nimmt aber endlich die dichtere Substanz mehr von der Quellungsflüssigkeit auf als die weiche; jene wird dieser daher ähnlich, und desshalb verschwindet die Schichtung. Das stärkere Aufquellen der dichteren äusseren Schichten in Richtung ihrer Fläche be-

1) Alles in diesem § Gesagte nach Nägeli »Stärkekörner« p. 67 ff. Aus dem überaus reichhaltigen Material entnehme ich nach subjectivem Ermessen nur, was mir am wichtigsten scheint.

2) Der moleculare Bau wird also durch Kräfte zusammengehalten, die nur durch eine bestimmte Temperatur oder durch einen bestimmten Grad chemischer Wirkung überwunden werden.

3) Nach Payen verwandelt sich lufttrockene Kartoffelstärke bei Luftabschluss in ½—1 Stunde bei 200° C. ganz in Dextrin, bei Luftzutritt und 205—215° C. rasch ebenso.



wirkt die Bildung einer Höhlung im Korn. Davon machen aber die alleräussersten Schichten eine Ausnahme, sie quellen wenig und werden durch den Druck der inneren gesprengt. Ein weiterer Unterschied macht sich in der Richtung der Quellung geltend: so quellen die inneren Partien in radialer Richtung stärker als in tangentialer, wie aus dem radialen Verlauf der dabei entstehenden Risse folgt, die also sich ähnlich verhalten wie bei Wasserentziehung [1]. Die äusseren Schichten dagegen dehnen sich in Richtung der Tangenten stärker aus.

In Kalilösung dehnen sich Kartoffelstärkekörner nach Nägeli im Durchmesser auf das 3—5fache, in ihren Volumen also auf das 27—125fache aus, sie enthalten dann 98—99½ pCt. Flüssigkeit und nur 2—½ pCt. Substanz. Nach Payen nahm Kartoffelstärke bei 36° C. das 50fache ihres Gewichts einer kaum einprocentigen Natronlösung auf. Feuchte Kartoffelstärke vermehrte in 150 Theilen dieser Lösung (überschüssig) ihr Volumen von 1 auf 72,6, bei Wasserzusatz nahm das Volumen bis auf 96 zu. Junge kleine Körner quollen schon in einer ½procentigen Lösung von Natron auf. Nach Payen ist die Volumenzunahme der Stärke im Wasser bei 54° C. = 0 pCt., bei 56—57° = 29 pCt.; bei 60° = 142 pCt., bei 65° = 610 pCt., bei 70—72° = 1255 pCt. Die Wirkung der Hitze tritt um so eher hervor, je feuchter das Korn ist, daher bedarf es einer Erhitzung trockener Körner bis auf 190—200° C., damit sie dann im Wasser aufquellen. — Dass die Stärke beim Aufquellen ihre Natur ändert, beweist der Umstand, dass sie nach Entfernung des Quellungsmittels ihr früheres Volumen und ihre frühere Gestalt nicht wieder annimmt. Aufgequollene Körner eingetrocknet und dann wieder befeuchtet, quellen nicht wieder auf [2]; ein Beweis, dass auch die Natur der aufgequollenen Substanz durch Austrocknung verändert wird; sie nähert sich nach Nägeli wieder dem ursprünglichen Zustand (?), denn sie durchdringt sich mit einer annähernd gleichen Menge Wasser. — Diese Thatsachen beweisen auch, dass die gequollene Stärke (Kleister) von der weichen Stärkesubstanz der weichen Schichten des unverletzten Korns verschieden ist und dass sie sich in ihrer Molecularstructur auch von der wasserreichen Gallert der Nostochaceen, Chroococcaceen und Palmellaceen unterscheidet; diese nämlich ist ebenso wasserhaltig wie der Kleister, kann aber nach dem Eintrocknen wieder bis zum früheren Volumen durch Wasseraufnahme aufquellen. Ebenso verhalten sich die weichen Schichten des Stärkekorns, obgleich ihr Wassergehalt von dem des Kleisters wenig verschieden sein dürfte. Es wurde schon erwähnt, dass Nägeli die Veränderungen, welche bei der Quellung stattfinden, auf eine Zertrümmerung der Molecüle zurückführt. —

Zahlreiche noch hierher gehörige Angaben Nägeli's siehe in seinem Capitel »Auflösung der Stärkekörner« p. 92 bis 178.

§ 109. **Verhalten der Stärke zum Iod.** Nach einer langen Reihe tief eingehender Untersuchungen über die Färbungen, welche das Iod bei seinem Eindringen in Stärkekörnern hervorruft, gelangte Nägeli zu folgenden Resultaten [3]: »Bei vollkommen gleicher Behandlung verhalten sich die verschiedenen Partien eines Stärkekorns und ferner die verschiedenen Stärkesorten ungleich, sei es, dass die einen eine etwas grössere Verwandtschaft zu Iod haben und sich etwas rascher färben, sei es, dass sie etwas ungleiche Farbentöne annehmen«; er schreibt diese Unterschiede vorzugsweise der wechselnden Zusammensetzung aus Granulose und Cellulose zu. »Das nämliche Stärkekorn oder die nämliche

---

1) Die sehr eingehenden Studien Nägeli's über diesen Gegenstand können nicht wohl kurz wiedergegeben werden und ist desshalb auf das Original p. 81 ff. zu verweisen, da diese Erscheinungen für die Theorie des Wachsthums der Stärkekörner wichtig sind.

2) Nägeli a. a. O. p. 91.

3) »Botanische Mittheilungen« p. 318 (Sitzungsber. d. k. bayer. Akad. d. Wiss. 1868).



Schicht eines Korns giebt mit Iod verschiedene Farben, je nach der Beschaffenheit und der Menge der durchdringenden fremden Substanzen (Wasser, Säuren, Salze, indifferente organische Verbindungen u. s. w.), je nachdem diese Substanzen vor oder nach dem Iod in die Stärke eintreten und je nachdem das Iod noch die ursprüngliche Anordnung zeigt, oder bereits sich anschickt, die Stärke zu verlassen. Die Farben, welche das Iod in der Stärke erzeugen kann, sind Indigo, Violett, Orange und Gelb. Sie beruhen auf einer eigenthümlichen Anordnung der Iodtheilchen und sind überhaupt keine anderen, als solche, welche man an dem Iod an und für sich im festen, gelösten und gasförmigem Zustande kennt[1]. Von den Farben des Spectrums mangelt unter den verschiedenen Iodstärkearten das Grün und das Blau. Wenn von Bläuung der Stärke die Rede ist, so ist darunter immer Indigo zu verstehen, oder ein Ton, der sich Indigo wenigstens vielmehr nährt als dem Blau des Spectrums. Das Grün muss entschieden von den Farben der Iodstärke ausgeschlossen werden, weil dasselbe, wo es etwa sichtbar ist, als Mischung von Blau und Gelb nachgewiesen werden kann.« Endlich: »Von den verschiedenen Iodstärkeverbindungen entspricht die blaue der stärksten, die gelbe der schwächsten Verwandtschaft. Wenn das Iod in die Stärke eintritt, so nimmt es immer diejenige Anordnung der Theilchen an, welche die unter den gegebenen Umständen grösstmögliche Affinität verlangt; wenn es dagegen durch andere Kräfte veranlasst, dieselbe verlässt, so ändert es vorher seine Molecularconstitution in der Weise, dass diese schwächeren Verwandtschaften entspricht. Die Anwesenheit von Wasser bedingt immer die einer stärkeren Anziehung entsprechende Anlagerung von Iodtheilchen, die Anwesenheit irgend einer anderen Substanz dagegen veranlasst die mit einer schwächeren Affinität correspondirende Farbe. Die volle Menge des Imbibitionswassers bedingt unter übrigens gleichen Verhältnissen von den möglichen Farbentönen immer denjenigen, der sich am meisten dem Blau nähert. Vollständiger Mangel des Imbibitionswassers erlaubt dem eintretenden Iod blos gelbe Färbung hervorzubringen. Alle übrigen Substanzen veranlassen, wenn sie überhaupt eine sichtbare Wirkung äussern, eine um so stärkere Abweichung der Farbe nach Gelb, in je grösserer Concentration sie die Stärke durchdringen. Eine Ausnahme macht die Schwefelsäure und einige andere Verbindungen, welche bei der stärksten Concentration anfänglich nur eine Farbenänderung nach Roth und Gelb bewirken, nach längerer Einwirkung aber oder bei etwas geringerer Concentration sogleich ein Aufquellen der Substanz und eine reinblaue Färbung derselben verursachen. Dieser eigenthümliche Effect rührt von der Cellulose der Stärkekörner her und ist die Farbe auch von dem Indigoblau der Iodstärke merklich verschieden.«

1) Nägeli setzt erklärend hinzu, man könnte daran Anstoss nehmen, da das Iod kein Indigoblau zeige. Das metallische Iod sei stahlgrau oder blaugrau, die vollkommene Undurchsichtigkeit sei der Erkennung seiner wirklichen Farbe hinderlich. Feinkörniges Iod habe aber grosse Aehnlichkeit mit dunkelblauem Iodstärkemehl und kleine Iodkrystalle, die das Licht unter dem Mikroskop lebhaft reflectiren, erscheinen ihm reinblau. Er hält daher dafür, dass die Farbe des festen Iods dem Indigo der Iodstärke sehr nahe kommt.



Es würde viel zu weit führen, wenn ich aus Nägeli's Beobachtungen die Begründung dieser Sätze beibringen sollte, da jeder einzelne auf zahlreichen Experimenten beruht, die nur bei Angabe aller Einzelnheiten den gewünschten Beweis liefern. Dagegen scheint es zweckmässig noch bei denjenigen Beobachtungen Nägeli's zu verweilen, welche die Molecularbewegungen, sozusagen den dynamischen Theil dieser Erscheinungen betreffen, weil sie besonders geeignet sind, eine klare Vorstellung von gewissen Diffusionsvorgängen zu geben, die auf Gesetze hinweisen, welche ihrerseits auch für die Stoffbewegung innerhalb der Pflanze Anwendung finden dürften, da man annehmen darf, dass andere Stoffe bei ihren Diffusionsbewegungen analogen Kräften folgen, wie das Iod, wenn es gleichzeitig den molecularen Anziehungen des Wassers, der Stärke, und anderer Stoffe unterliegt.

Eine hinreichende Menge von Stärkemehl oder Kleister entfärbt die wässerige Iodlösung[1]. lässt man aber die Iodstärke im Wasser offen stehen, so entfärbt sie sich wieder, ohne dass das Wasser sich färbt. Die Stärke entzieht nämlich der wässerigen Lösung nicht alles Iod, der Rest wird von dem Wasser festgehalten. Diese geringe Menge des im Wasser der Stärke gegenüber festgehaltenen Iods unterliegt aber seinerseits der Verdunstung und wird z. Th. zur Bildung von Iodwasserstoffsäure veranlasst; dadurch wird die wässerige Iodlösung substanzärmer, und das Wasser ersetzt den Verlust aus dem Iod, welches es der Iodstärke entzieht; dieser Vorgang muss nothwendig so lange dauern, bis die Letztere völlig entfärbt ist. Dagegen kann nun auch eine kleine Quantität Wasser dazu dienen, eine grosse Masse festen Iods auf die Stärke zu übertragen, wenn es mit diesem und jener in Berührung bleibt; das Wasser sucht sich beständig, wo es mit dem Iod in Berührung ist, damit zu sättigen, und die Iodatome in sich gleichmässig zu vertheilen; die Stärke entzieht ihm aber an einer anderen Stelle das Iod bis zu jener oben genannten Grenze und den Verlust ersetzt das Wasser von jener Seite her; es wirkt also als Uebertragungsmittel der Iodatome, die es auflöst, zu der Stärke hin. — Die Concentration der wässerigen Iodlösung, welche dem Gleichgewichtszustand zwischen der Anziehung des Wassers und der Stärke zum gelösten Iod entspricht, ändert sich mit der Temperatur; steigt diese, so nimmt die Anziehung des Wassers zum Iod zu, fällt sie, so steigert sich die Anziehung der Stärke zum Iod. Aus diesem Grunde wird wässerige Iodstärke beim Erhitzen farblos[2] und beim Abkühlen wieder blau; in jenem Falle entzieht das Wasser der Stärke das Iod, in diesem giebt er dasselbe an sie zurück[3].

Von mehreren neben einander liegenden Substanzen entzieht diejenige, welche die grösste Affinität zum Iod hat, es der schwachen Lösung am schnellsten und wenn verschiedene Körper mit Iod gefärbt sind, so entfärbt sich derjenige am ehesten, der die schwächste Anziehung äussert. Nägeli (a. a. O. p. 261) leitet diese Sätze aus folgenden Erscheinungen her: aus einer schwachen Iodlösung nimmt Stärke das Iod auf, ehe die gleichzeitig darin liegende Cellulose eine Färbung zeigt; ebenso wird bei Weizenstärke die innere Substanz früher gebläut als die äussere. Bei Zygnema und Spirogyra nehmen zuerst die Stärkekörner, dann das Protoplasma das Iod auf. In einer schwachen Iodlösung färbt sich Stärke früher als geronnenes Hühnereiweiss, in Wasser liegend entfärbt sich letzteres früher als jene. Im Stärkekleister färbt sich zuerst die granulirte Kleistermasse, dann die ungelösten Hüllen, diese aber entfärben sich zuerst. Wenn Kartoffelstärkekörner mit Kleister von solchen gemischt werden, so färbt sich bei wenig Iod nur der Letzte u. s. w. Am leichtesten gelingen diese Versuche, wenn die verschiedenen Substanzen in einer Zelle eingeschlossen sind, weil die Haut das Iod nur allmählich eintreten lässt. Statt dessen kann man auch die verschiedenen Substanzen auf dem Objectträger mengen, sie mit Wasser bedecken und einen Iod-

1) Nägeli a. a. O. p. 254.

2) Nägeli (a. a. O. p. 256) zeigt, dass es keine farblose Iodstärke giebt.

3) Darauf beruht es auch. dass man eine um so geringere Menge von Iod im Wasser durch Stärke nachweisen kann, je tiefer die Temperatur ist. Fresenius: Ann. Chem. Pharm. 1857. CII. 184.



splitter hineinlegen. Jene Beobachtungen gelingen nicht, wenn die Iodlösung zu concentrirt ist. »Ein Körper, der eine grössere Affinität zu Iod hat, entzieht einem anderen mit geringerer Affinität das in ihm eingelagerte Iod; wenn einem im Wasser liegenden Gemenge von Substanzen Iod in geringer Menge geboten wird, so vertheilt sich dieses nicht nach Maassgabe der Verwandtschaft, sondern es wird vollständig von dem Körper aufgenommen, welcher die grösste Affinität hat. Das Iod verlässt eine unlösliche Verbindung, um mit einer anderen Substanz, zu welcher es eine grössere Affinität hat, ebenfalls eine unlösliche Verbindung zu bilden.« Nägeli (a. a. O. p. 262 ff.) hat diese Sätze aus folgenden Beobachtungen gefolgert. Legt man durch Hitze coagulirtes Hühnereiweiss in wässerige Iodlösung, so färbt es sich durch und durch braun. Bringt man es in ein verschlossenes Gefäss, welches Wasser und Stärke enthält, so verlässt das Iod langsam das Eiweiss und färbt die Stärke. Legt man dagegen Eiweiss in Wasser mit Iodstärke, so bleibt diese unverändert und jenes färbt sich nicht. Dextrinlösung färbt sich mit Iod weinroth, setzt man eine hinreichende Menge Stärkemehl zu, so entfärbt sich jenes vollkommen, die entstehende Iodstärke bildet einen blauen Bodensatz. Die Fruchtschicht von Flechten (Usnea) zerquetscht und durch Iod intensiv blau gefärbt wurde mit Stärkekleister in Wasser unter Kork eingeschlossen. Nach einiger Zeit war jene entfärbt, dieser gebläut. Baumwolle wurde durch Iod und Schwefelsäure intensiv blau gefärbt und dann mit Kartoffelstärke in einen verschlossenen Raum in Wasser gelegt. Nach einigen Tagen waren die Baumwollfäden farblos, die Stärkekörner gebläut. — Es ist auch nicht nothwendig, dass sich die verschiedenen Körper berühren, wenn nur Wasser die Ueberführung des Iods vermittelt. Wenn man nach Nägeli lebende Spirogyren- oder Oedogonienzellen in Wasser legt, in welchem sich irgend ein durch Iod gefärbter Körper (nicht Stärke) befindet, so verlässt das Iod den letzteren und färbt die Stärkekörner in den Zellen. — Alle diese Erscheinungen beruhen darauf, dass der Concentrationsgrad der wässerigen Iodlösung, welcher dem Anziehungsgleichgewicht zwischen Iod und Wasser, und Iod und dem Körper *A* entspricht, ein anderer ist als der, welcher dem Körper *B* oder *C* entspricht. Nägeli (a. a. O. 264) stellt diesen Satz ausführlicher so dar »Von drei Körpern *A*, *B*, *C*, von denen *A* die grösste, *C* die geringste Affinität zu Iod hat, sei *B* durch eingelagertes Iod gefärbt. Alle drei werden zusammen in Wasser gelegt. Dieses entzieht dem Körper *B* so viel Iod, dass dadurch die Concentration der Lösung erreicht wird, welche der Grenze für die Affinität von Iod zu Wasser und zum Körper *B* entspricht. Dieser Lösung vermag der Körper *C* kein Iod zu entziehen, weil er nur in einer concentrirteren Lösung sich färbt, er bleibt also farblos. Der Körper *A* dagegen, für welchen eine geringere Concentration die Grenze seiner Affinität zu Iod bildet, entzieht der Lösung so lange Iod, als diese Concentration nicht eintritt; sie kann aber nicht eintreten, so lange der Körper *B* noch gefärbt ist und somit an Wasser Jod abgeben kann. So färbt sich demnach *A*, indessen *B* seine Farbe verliert.« Auf demselben Princip beruht es offenbar, dass wenn man dunkelblaue Iodstärke in Wasser mit farbloser Stärke derselben Sorte einschliesst, letztere sich auf Kosten jener färbt.

»Bei gleicher Temperatur wird das Iod am schnellsten durch Wasser in die Stärkekörner hinein und hinausbefördert, durch Alkohol, Aether, Oel, oder durch Ioddämpfe geschieht das Färben und Entfärben viel langsamer«; Nägeli (a. a. O. p. 278) stützt diesen Satz auf Wahrnehmungen folgender Art. Von Wasser durchdrungene Stärke (Mehl oder Kleister) wird durch Iod momentan gefärbt, gleichgiltig, ob dieses in wässeriger, wasserhaltig weingeistiger oder in Iodkaliumlösung zugesetzt wird. Werden aber lufttrockene Stärkekörner mit kleinen Iodstücken vermengt und bedeckt, so dass sie im Ioddampf liegen, so tritt binnen 24 Stunden eine sehr unvollständige Färbung ein, einzelne Körner werden gelb bis braun, doch nur oberflächlich. Aehnlich wirkt Iod in alkoholischer Lösung, welche fast kein Wasser enthält; bringt man trockene Stärkekörner hinein, so bleiben sie farblos (bis 40 Stunden lang). Ebenso verhält sich Aether und ätherische Oele. Ferner: Iodstärke wird in einem Wasserstrom schnell entfärbt, in ruhendem Wasser langsam, weil dieses an sich nur wenig Iod löst; in warmem Wasser und wässerigen Alkohol ist die Entfärbung rasch, weil diese viel Iod lösen können. Stärke mit wässeriger Iodlösung gefärbt und dann getrocknet,



behält ihre Farbe an der Luft selbst Monate lang; bei erhöhter Temperatur jedoch wird das Iod entführt. Trockene Iodstärke, die mit möglichst wasserfreiem Alkohol übergossen wird, verändert ihre Farbe nicht. Feuchter Iodstärke wird durch Alkohol das Wasser, aber nicht das Iod entzogen; bei wiederholter Erneuerung des Alkohols tritt jedoch langsam Entfärbung ein.

Aufgequollenen Stärkekörnern[1]) wird durch Iodeinlagerung ein Theil ihres Wassers entzogen, diese Thatsache steht in Beziehung zu der, dass unveränderte Stärkekörner, welche durch Iod gebläut sind, die Einwirkung der Siedhitze, der Säuren und Alkalien (nicht der conc. Schwefelsäure) ertragen ohne sich zu verändern; auch geht trockene Iodstärke bei 220° C. nicht in Dextrin über.

§ 110. Die Molecularvorgänge bei dem Wachsthum der Stärkekörner wurden von Nägeli aus den sichtbaren Formunterschieden verschieden alter Körner, aus den Spannungen ihrer Schichten und den Diffusionseigenschaften derselben erschlossen. Wenig andere Gegenstände der Pflanzenphysiologie sind bis jetzt mit einem solchen Aufwand von Scharfsinn zu einer solchen Klarheit gefördert worden. — Trotzdem muss auch hier eine nur einigermaassen vollständige Darlegung seiner Schlussfolgerungen unterbleiben, da es in der Natur der Sache liegt, dass dieselben ohne weitläufige Erklärungen und Anführung zahlreicher Thatsachen nicht überzeugend durchgeführt werden können. Ich beschränke mich daher im Folgenden auf ein vielleicht allzugedrängtes Referat seines Gedankenganges[2]).

Die erste Entstehung eines Stärkekorns entzieht sich der Beobachtung; aber aus dem in § 107 Gesagten folgt, dass der Act des Niederschlags der vorher gelösten Molecüle mit einer chemischen Umwandlung verbunden sein muss, da sich die Körner aus einer Mutterlauge bilden, die weder Granulose noch »Cellulose« als solche aufgelöst enthält. Ebenso muss auch bei dem weiteren Wachsthum die Anlagerung neuer Substanz an die schon vorhandenen Molecüle im Korn und die Bildung neuer Molecüle zwischen diesen mit einer entsprechenden chemischen Umwandlung der sich consolidirenden Substanz verbunden sein[3]).

In ihren jüngsten Zuständen, wo sie sichtbar werden, sind alle Stärkekörner kugelig, bei der ferneren Vergrösserung kann diese Form sich erhalten, oder was viel häufiger ist, in die verschiedensten Formen sich umwandeln, die aber immer gerundet und in allen ihren Theilen auf ein organisches (Wachsthums-)Centrum bezogen sind. In diesen Fällen steigert sich die Abweichung von der Kugelgestalt allmählich und nur zuweilen tritt später wieder eine Annäherung an diese ein. Die Stärkekörner sind in allen normalen Entwickelungszuständen solid; die grösseren und älteren können ihre Schichtung daher niemals einer Auflagerung von Substanz auf die Innenseite einer Blase verdanken.

Das Wachsthum erfolgt ausschliesslich durch Einlagerung zwischen die Molecüle (Intussusception), niemals durch Auflagerung (Apposition) auf die Oberfläche des Korns, und zwar wird immer gleichzeitig Wasser und Substanz eingelagert. Fände das Wachsthum durch Auflagerung statt, so müssten der Kern und die inneren Schichten älterer grosser Körner ihrer Substanz und Form nach identisch sein mit kleinen Körnern; allein jene sind weich und wasserreich,

1) Nägeli: »Stärkekörner« p. 91.
2) Nägeli: »Stärkekörner« p. 213—331.
3) Dies etwas abweichend von Nägeli. Vergl. a. a. O. p. 295.

diese dicht und wasserarm; jene zeigen die mannichfaltigsten Abweichungen von der Kugelgestalt, diese sind kugelig, ebenso müsste man, wenn das Wachsthum durch Auflagerung vor sich ginge, die äusserste Schicht des sich vergrössernden Korns bald weich bald dicht finden, da die Schichten selbst abwechselnd weich und dicht sind; aber die äusserste Schicht des wachsenden Korns ist immer dicht und sehr wasserarm, auch chemisch von den inneren verschieden, sie ist identisch bei jungen und alten Körnern. Bei den halbzusammengesetzten Körnern sind die Theilkörner von gemeinsamen, sie sämmtlich umhüllenden Schichten umgeben[1]; jene zeigen ebene Flächen, Ecken und Kanten, die nur durch gegenseitigen Druck entstanden sein können; fände das Wachsthum der frei im Zellsaft liegenden Stärkekörner durch Apposition statt, so müssten halbzusammengesetzte Körner dadurch entstehen, dass sich um eine Anzahl neben einander liegender Körner gemeinsame Hüllschichten bildeten; in diesem Falle aber wäre die Ursache des Druckes unerklärlich, den die Theilkörner erleiden, ein Druck, der oft zur Bildung von Spalten führt, die sich in die gemeinsam umhüllenden Schichten fortsetzen können. Dagegen zeigt die Entwickelungsgeschichte, dass die Theilkörner innerhalb der wachsenden Körner secundär entstehen, und die von Nägeli gegebene Theorie der Wachsthumsursachen erklärt vollkommen die Erscheinungen, welche das Innere halb zusammengesetzter Körner bildet. — Frei schwimmende Körner können auf der einen Seite bis 70 mal so stark als auf der anderen wachsen; bei der Annahme, dass das Wachsthum durch Apposition geschieht, wäre unerklärlich, warum an einer Seite die Auflagerung um so viel stärker als auf der anderen sein sollte. — Endlich schreitet die Zunahme der inneren Substanz eines wachsenden Korns in rascherer Progression fort als die der äusseren und zu jeder Zeit können im Inneren Neubildungen (Theil- oder Tochterkörner) entstehen, was nur durch Molecularveränderungen im Inneren der Substanz möglich ist. Nägeli's kritische Betrachtung dieser Thatsachen zeigt, dass sie sämmtlich nur dann erklärlich sind, wenn das Wachsthum der Stärkekörner durch Einschiebung neuer mit Wasser umhüllter Molecüle und durch Vergrösserung der schon vorhandenen geschieht. Gestützt auf dieses] Resultat ergiebt nun die Vergleichung der verschiedenen Formen und Grössen der Körner derselben Stärkesorte folgende Entwickelungsgeschichte.

Die jüngsten Stärkekörner sind kugelig und bestehen aus dichter Substanz, dann scheidet sich im Centrum ein kugeligen Kern von weicher Masse aus, der sich vergrössert; später differencirt sich die weiche Kernmasse durch Bildung einer dichten Kugelschale, welche von der äusseren dichten Schicht durch eine weiche getrennt ist und den weichen Kern umschliesst, in welch Letzterem dieser Vorgang sich noch mehrmals wiederholen kann. Seltener entsteht in dem grossen weichen Kern ein dichter centraler Kern. Die auf die genannte Art entstandenen concentrischen Schichten wachsen in die Fläche und Dicke und spalten sich sodann: die dichten Schichten nämlich durch Entstehung einer weichen, die weichen durch Bildung einer dichten Schicht, derart, dass die neu entstandene Schicht den Flächen der getheilten parallel läuft. — Sehr häufig überwiegt das

---

1) Nicht so bei denjenigen Körnern, welche durch Verwachsung benachbarter, vorher isolirt neben einander liegender Körner entstehen, wie in den Chlorophyllkörnern oder in anderen protoplasmatischen Gebilden.

Wachsthum auf einer Seite des Korns, die Kugelschalen verdicken sich hier schneller und theilen sich öfter; es kommt selbst dahin, dass dieselbe concentrische Schicht auf der Seite des stärker wachsenden Radius sich wiederholt spaltet und dass die neu entstandene Schicht gegen den kürzeren Radius des Korns hin sich auskeilt, so dass eine Schicht, welche am kurzen Radius des Korns einfach ist, sich in ihrem Verlauf nach der anderen Seite hin in zahlreiche Lamellen spaltet. — Ist der weiche Kern linsenförmig, so bilden sich auch die aus ihm hervorgehenden Schichten in diesem Sinne aus und das ganze Korn wird linsenförmig. Das concentrische Wachsthum erleidet eine Störung bei der Bildung zusammengesetzter Körner; gewöhnlich wird diese dadurch eingeleitet, dass der Kern sich verdichtet und in seiner Substanz zwei neue weiche Kerne entstehen, von denen jeder durch wiederholte concentrische Spaltung einen Schichtencomplex (Theilkorn) entwickelt. Zwischen den beiden Theilkörnern bildet sich, wenn sie fortwachsen eine Spalte, die sich häufig auch in die umliegenden gemeinsamen Schichten fortsetzt. Dieser Vorgang kann sich wiederholen, so dass schliesslich 30—40 Theilkörner auftreten. Wenn zwischen je zwei aufeinanderfolgenden Theilungen die Schichtenbildung bis zu einem gewissen Grade fortschreitet, so sind dann die secundären und tertiären Generationen der Theilkörner in einander geschachtelt (ähnlich wie bei den Gloeocapsen u. a. Zellen). Wiederholen sich dagegen die Theilungen in rascher Folge, so berühren sich alle Theilkörner unmittelbar und sind blos von den gemeinsamen Schichten des ganzen Korns umschlossen. — Wenn der Kern eines einfachen excentrischen Korns sich theilt, so geschieht es in der Richtung, dass die beiden neuen Kerne oder die jungen Theilkörner rechts und links neben der Axe liegen; so dass sie in einer Linie liegen, welche den längsten Radius rechtwinkelig schneidet und bei zusammengedrückter Form des ganzen Korns in der grössten Ebene liegt. Bei centraler verlängerter Kernsubstanz scheint dagegen die Theilung so stattzufinden, dass die neuen Kerne in der Axe des Mutterkorns liegen. — Seltener treten einzelne neue Theilkörner zwischen den Schichten auf; eine solche verdickt und verdichtet sich an einer Stelle, und dann entsteht in der dichten Masse ein weicher Kern. Die darauf entstehende Spalte trennt das Theilkorn von den weiter nach innen liegenden Schichten des Mutterkorns und durchbricht auch zuweilen noch theilweise die weiter nach aussen liegenden. Diese Art der Neubildung wurde nur an excentrischen Körnern, und an diesen zwischen den äusseren Schichten gegen das hintere Ende beobachtet.

Hatte das Mutterkorn einen centralen verlängerten Kern, so dehnen sich die Theilkörner wahrscheinlich immer in der Axenrichtung desselben aus; bei den excentrisch geschichteten Körnern dagegen wachsen die Theilkörner immer auf der nach innen gerichteten Seite stärker, so dass ihr kürzester Halbmesser nach aussen gerichtet ist. Das Gesammtwachsthum der halbzusammengesetzten Körner steigert sich von der Oberfläche aus nach dem Schwerpunct hin; daher zeigen Theilkörner, wenn sie in der Mitte des Korns liegen eine stärkere Zunahme als die übrigen Partien des Korns, während sie um so langsamer wachsen, je excentrischer ihre Lage ist. — Die Entwickelung der ganz zusammengesetzten Körner ist der der halbzusammengesetzten ähnlich. Sie entstehen, wenn die Theilkörner frühzeitig sich bilden, so dass die noch dünne umhüllende Schicht des Mutterkorns von den Spalten völlig durchbrochen wird oder selbst ganz zu

fehlen scheint. Die Theilung erfolgt entweder so, dass statt des eines Kernes zwei neue auftreten, und eine Spalte das Korn halbirt, oder so, dass zwischen den äusseren Schichten ein Kern auftritt, der durch die Spalte als kleines Theilkorn abgeschnitten wird. Diese Vorgänge können sich so oft wiederholen, dass die Zahl der Theilkörner in einzelnen Fällen bis auf 30,000 steigt. Jedes einzelne Theilkorn wächst wie ein einfaches Korn. Bei Körnern mit centralem verlängertem Kern scheint die Halbirung immer so zu verlaufen, dass die Trennungsspalte ihre Axe rechtwinkelig schneidet. Bei centralem kugeligen Kern wiederholt sich die Theilung anfänglich in der gleichen Richtung, so das eine einfache Reihe von Theilkörnern entsteht, die erst später in eine flächenförmige oder körperliche Anordnung übergeht. Bei excentrischem Kern tritt die Halbirung so ein, dass die Trennungsspalte mit dem Verdickungsradius zusammenfällt. Wiederholt sich die Kerntheilung ehe in den Theilkörnern eine Verdickungsrichtung sich ausgebildet hat, so laufen die Spalten mit den früheren gewöhnlich parallel, später treten dann auch andere Theilungsrichtungen ein.

Das Abschneiden kleiner Partien am Umfang erfolgt bei excentrischen Körnern häufig, und um so leichter, je schärfer die abzuschneidende Stelle des Mutterkornes an der Peripherie vorspringt. — Die Spalten zwischen den Theilkörnern bilden sich mit dem Wachsthum immer mehr aus, weil die einzelnen Theile ungleich wachsen, bis endlich die Theile als Bruchkörner auseinanderfallen. Diese können dann unter Umständen noch weiter wachsen, sich abrunden und einfachen ganzen Körnern ähnlich werden.

Diese die sichtbaren Vorgänge unmittelbar verknüpfende Wachsthumsgeschichte führt nun Nägeli in seinen Capiteln IX und X[1]) auf die mechanischen Verhältnisse zurück, welche durch die Bewegung der Molecüle im jungen Stärkekorn, durch deren Vergrösserung und Neubildung nothwendig gegeben sind.[2]) Ist einmal ein kleinstes junges Stärkekorn entstanden, so dringt die Mutterlauge zwischen die Molecüle desselben ein und giebt (unter chemischer Verwandlung) die stärkebildende Substanz an die letzteren ab oder bildet zwischen ihnen neue Molecüle. Die Fähigkeit des Korns fortwährend durch Intussusception sich zu vergrössern ist dadurch gegeben, dass beständig neben der festen Substanz (Granulose und Cellulose) auch Wasser eingelagert wird (Vergl. § 106). Die Ursache der späteren concentrischen sichtbaren Schichtung kann nur daher rühren, dass schon im jüngsten noch ungeschichteten Korn die Molecüle selbst in concentrischen Schalen den Mittelpunct umlagern, und dass sie zugleich (in den verschiedenen Schalen) auch in radialer Richtung regelmässig gelagert sind; dabei muss die Zahl der radialen Reihen von innen nach aussen hin sich mehren. Das Wachsthum erfolgt durch Niederschlag neuer Substanz auf die krystallinischen Molecüle und durch Einlagerung neuer Krystallmolecüle an den Stellen, wo die Widerstände am geringsten sind. Diese Widerstände sind aber in den tangentialen Richtungen am geringsten, wie die Bildung der radialen Risse zeigt und thatsächlich wachsen die äussersten Schichten fast ausschliesslich in die Fläche. Das Flächenwachsthum der concentrischen Molecularschichten wird also zunächst

1) Stärkekörner p. 289. ff und 332.

2) Bei dem folgenden ist in Betreff der Molecularvorgänge die § 106 angegebene Theorie Nägeli's zu Grunde gelegt.



überwiegen. Damit ist jedoch sogleich die Ursache zur Lockerung des Gefüges auch in radialer Richtung (zwischen den Schichten) gegeben. Unter der Annahme nämlich, dass je zwei consecutive concentrische Molecularschichten um gleiche Quotienten in die Fläche wachsen, muss, wie Nägeli durch die Rechnung zeigt, das Streben derselben entstehen, sich von einander zu trennen. Es tritt eine Spannung der Art auf, dass jede äussere Molecularschicht vermöge ihres Flächenwachsthums sich stärker auszudehnen strebt, daran aber durch die Cohäsion mit der nächst inneren gehindert wird, weil diese bei gleichem Wachsthumsquotienten nicht hinreichend folgen kann. Demnach entsteht eine Spannung im ganzen Korn, vermöge deren jede Molecularschicht ihrer nächst inneren gegenüber zu gross, ihrer nächst äusseren gegenüber zu klein ist; nur die Cohäsion hindert die wirkliche Trennung. Die Cohäsion wirkt also auf jede nächst äussere Schicht zusammenziehend, in Bezug auf jede nächst innere expandirend. Nun ergiebt aber die Rechnung ferner, dass die Kraft, womit zwei nach gleichem Quotienten in die Fläche wachsende consecutive Schichten sich zu trennen streben, umgekehrt proportional ist dem Quadrat des Radius; das Streben sich zu trennen muss also gegen das Centrum hin zunehmen, die Lockerung der Suhstanz, welche dadurch bewirkt wird, von aussen nach innen also wachsen. Dieses Verhältniss muss aber noch dadurch gesteigert werden, dass die äusseren Molecularschichten stärker wachsen, weil sie die eindringende Mutterlauge zuerst ernährt, während die tiefer nach innen liegenden eine minder concentrirte Flüssigkeit durchdringt. Die Folge dieser durch das Flächenwachsthum bewirkten Spannung ist eine sowohl in radialer als in tangentialer Richtung eintretende Lockerung des Moleculargefüges, die um so ausgiebiger wird, je weiter man sich von aussen her dem Centrum nähert. — Das jüngste Stärkekorn besteht nun wahrscheinlich aus weicher Substanz d. h. aus kleinen Molecülen mit dicken Wasserhüllen, durch Auflagerung der eingedrungenen Substanz auf die Molecüle werden diese grösser und dichter, die Schichtenspannung wächst und erreicht endlich einen solchen Werth, dass im Centrum ein weicher Kern entsteht; da hier die Spannung nämlich am stärksten ist, so müssen die Molecularinterstitien sich hier am meisten erweitern; dadurch wird der Niederschlag zahlreicher kleiner mit dicken Wasserhüllen umgebener Molecüle bewirkt, welche eben den weichen Kern zusammensetzen. Der letztere wächst nun schnell heran, weil die Spannung in gleichem Sinne fortdauert und weil die überwiegende Anziehung der grösseren Molecüle der dichten Schicht diese immer mehr verdichtet, die Vergrösserung der Molecüle und Verdichtung der Substanz im Kern aber hindert. Die grösseren Molecüle der dichten Schicht können sich auch schon deshalb leichter noch mehr vergrössern, weil sie dünnere Wasserhüllen haben, die von den Substanzmolecülen der Mutterlauge leichter durchbrochen werden. Endlich jedoch erreicht der Kern ein solche Grösse, dass die Molecularanziehung der innersten Molecüle der dichten Schicht nicht mehr bis in die Mitte des Kernes reicht. An der Grenze der letzteren beginnen daher die kleinen Molecüle des Kernes zu wachsen, die Substanz sich zu verdichten und es entsteht eine dichte Kugelschale im Kern, oder was seltener ist ein dichter Kern, der durch weiche Substanz von der dichten äusseren Schicht getrennt ist. Der Kern besteht jetzt aus einem weichem Kern, einer dichten, dann einer weichen und endlich der ursprünglichen äusseren dichten Schicht (oder wie oben erwähnt einem dichten Kern, einer weichen und einer

dichten äussern Schicht; in diesem Falle verhält sich der dichte Kern zunächst wie ein junges Korn und bildet in sich einen weichen Kern, so dass die vorige Anordnung entsteht). In jeder der nun vorhandenen sichtbaren Schichten bestehen die vorhin erwähnten Spannungen der concentrischen Schalen von Molecülen. In jeder dichten Schicht wird diese Spannung zunächst sich soweit steigern, dass in ihrer Mitte eine hinreichende Erweiterung der Molecularinterstitien erfolgt, um die Einlagerung neuer wasserreicher Molecüle zu gestatten; die dichte Schicht spaltet sich durch Bildung einer weichern, die Letztere wächst aus demselben Grunde wie vorhin der erste weiche Kern in die Dicke, weil die Molecularattraction der benachbarten dichten Substanz den Bildungsstoff an diese zieht und eine Vergrösserung der Molecüle der weichen Schicht nicht gestattet; diese verdickt sich daher beständig durch Bildung kleiner Molecüle bis sie endlich so dick wird, dass in ihrer Mitte eine Schicht der Molecularwirkung der benachbarten dichten Schichten entzogen wird und hier beginnt nun die Verdichtung, so dass sich die vorige Schicht durch Bildung einer dichten spaltet. Diese Processe werden sich nun, da sie von der Schichtenspannung abhängen, in den inneren Partien des Korns öfter wiederholen müssen und wenn die ursprüngliche Molecularanordnung genau mathematisch concentrisch war, so müssen die neu auftretenden Schichten immer Kugelschalen von überall gleicher Dicke bilden. War dagegen die ursprüngliche Anordnung der Molecüle des jungen Kornes auch nur höchst wenig unregelmässig, so muss sich diess bei der Schichtenspannung und Einlagerung geltend machen, die Unregelmässigkeit nimmt sonach zu und steigert sich mit dem Wachsthum; so entsehen die excentrischen Körner. Aus demselben Grunde werden später stellenweise bedeutendere Abweichungen von der gerundeten Form eine gesteigerte Spannung und Einlagerung eines neuen Kornes an einer der Peripherie nahen Stelle bewirken können. Nägeli's Ansicht von der Ursache, welche die erste und wiederholte Kerntheilung eines Kornes und somit die Vorbereitung zur Bildung eines halb- oder ganz zusammengesetzten bestimmt, ist mir nicht ganz klar geworden; dagegen leuchtet es ein, dass sobald einmal die Theilkerne gegeben sind, durch Nägeli's Theorie die weiteren oben genannten Vorgänge bei halb und ganz zusammengesetzten Körnern sich erklären lassen. Jedes Theilkorn wächst zunächst nach denselben Regeln wie das einfache ganze Korn; aber es müssen hier noch secundäre Spannungen zwischen den Theilkörnern und zwischen diesen und den umhüllenden Schichten des Mutterkorns eintreten. Die Schichtung der Theilkörner legt sich nämlich einerseits an die Schichtung der Umhüllungsmasse des Mutterkorns gleichsinnig an, auf der entgegengesetzten Seite aber trifft die Convexität des Theilkornes mit der seines Nachbars oder mit der Convexität der inneren Schichten zusammen; bei fortgesetzter Vergrösserung müssen sich die convexen Stellen gegen einander stemmen und so endlich Risse zwischen ihnen entstehen, welche dem früher angegebenen Verlauf entsprechen. Sind die umhüllenden Schichten noch sehr dünn, so werden sie durch den Riss vollends getrennt und es entstehen ganz zusammengesetzte Körner.

Das Mitgetheilte wird hinreichen, die wesentlichsten Resultate der tiefsinnigen Forschungen Nägeli's wenigstens anzudeuten; ein wirkliches Verständniss würde nur durch weitläufige Darstellung seiner Beobachtungen und Combinationen möglich sein und diese muss hier unterbleiben; es kann dies auch um so eher geschehen, als Nägeli's grosses Werk ohne-



hin jedem, der sich mit der Molecularstructur und dem Wachsthum organisirter Gebilde vertraut machen will, unentbehrlich ist und durch keinen Auszug entbehrlich gemacht werden kann. Zur Veranschaulichung des Gesagten mögen schliesslich noch die beistehenden Figuren-Copien nach Nägeli's Tafeln dienen: *A* Stärkekörner aus dem trockenen Saamenlappen von Ervum Lens und zwar *a* ein kleines dichtes kugeliges Korn, *b*. mit einem weichen Kern; *c* mit einem weichen Kern und einer weichen Schicht. *B* sind Stärkekörner aus dem fast reifen Saamen von Setaria italica, nämlich *a* ein kugeliges junges Korn mit centralem Kern, *b* mit zwei Kernen, *c* ebenso aber durch eine Spalte getheilt (ganz zusammengesetztes Korn). *C* (aus dem Mark von Cereus variabilis) ein junges Korn mit grossem Kern einer vollständigen und einer bei *d* sich einseitig bildenden weichen Schicht; *D* ebenfalls von Cereus variabilis (Mark), ein Korn mit zwei Theilkörnern im Inneren; der Kern *c* des einen Theilkorns ist dicht, der des anderen *f* weich; jener enthält wahrscheinlich einen unsichtbar kleinen weichen Kern. Die beiden Theilkörner sind durch eine Spalte getrennt, die in der Figur nicht angedeutet ist. *E*, *F*, *G* frische Kartoffelstärke; *E* ein junges kugeliges Korn noch ohne sichtbaren Kern; *F* ein solches mit zwei Körnern; *G* ein halbzusammengesetstes Korn mit einer breiten schwarzen Spalte *S* zwischen den Theilkörnern; in dem Theilkorn links hat eine neue Theilung *v* begonnen. Die Dunkelheit der Schattirung bedeutet bei sämmtlichen Figuren den Grad der Dichte der Substanz, die ganz weissen Stellen sind die wasserreichsten.

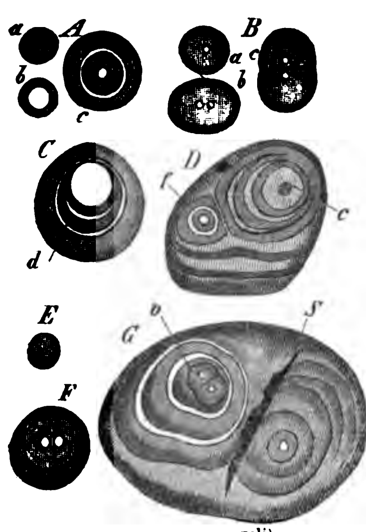


Fig. 42 (nach Nägeli).

b. Zellhaut[1].

§ 111. Zerlegung der Zellhaut in ihre näheren und entfernteren Bestandtheile. Die lebende oder lebensfähige Zellhaut besteht aus einer Zusammenlagerung von Substanz und Wasser. Die mikroskopische Prüfung zeigt, dass diese beiden näheren Bestandtheile in verschiedenen Häuten in sehr verschiedenen Quantitäten beisammen sind und dass innerhalb derselben Zellhaut wasserreichere mit wasserärmeren Stellen regelmässig abwechseln. Nach Nägeli ist sowohl die concentrische Schichtung als auch die Streifung (»Primitivfasern«) nur der sichtbare Ausdruck des regelmässigen Wechsels dichter, wasserarmer mit weicher, wasserreicher Substanz. Nach der § 106 dargestellten Theorie hätte man sich die weicheren Stellen als aus kleinen und mit dicken Wasserhüllen, die dichteren Stellen als aus grösseren und mit dünneren Wasserhüllen umgebenen doppelbrechenden Molecülen zusammengesetzt vorzustellen. — Durch die Verbrennung wird die feste Substanz der Zellhaut zunächst zerlegt in Aschenbestandtheile und feuerflüchtige organische Substanz. Die Asche der einzelnen Zellhaut stellt ein Skelet derselben dar, welches zeigt, dass die minera-

1) Der Inhalt dieses Abschnittes berührt mehrfach die wichtigsten Fragen der Morphologie der Zelle, die ohnehin im ersten Bande des Handbuchs von Hofmeister ausführlich behandelt wird; ich behandle diesen Gegenstand daher mehr der Vollständigkeit und Gleichmässigkeit wegen, als um sie zu erschöpfen.

lischen Bestandtheile zwischen denen der organischen Substanz mehr oder minder gleichmässig eingelagert sind, so dass wahrscheinlich an jedem sichtbarem Puncte Mineralstoffe und assimilirte Substanz beisammen sind. Die chemische Zerlegung des Aschenskelets ist bisher noch wenig gediehen, es scheint, dass Kalk (und Magnesia?) darin niemals fehlen, und die Kieselsäure bildet in sehr vielen Fällen einen vorwiegenden Bestandtheil. Die chemischen Verbindungen, in welchen die Basen vorkommen sind unbekannt; die Kieselsäure kommt vielleicht (wahrscheinlich) als freie Säure vor. Die Betheiligung der Mineralbestandtheile an dem Aufbau der doppelbrechenden Molecüle der Zellhaut ist unbekannt, ob sie mit der verbrennlichen Substanz zusammentreten um Molecüle von gemischter chemischer Natur oder ein Gemenge von chemisch verschiedenen Molecülen zu bilden ist unentschieden. — Die verbrennliche assimilirte Substanz der Zellhaut lässt sich durch mehr oder minder energisch einwirkende und chemisch verändernde Lösungsmittel gewöhnlich in zwei oder eine grössere Zahl chemisch verschiedener Verbindungen zerlegen; einer der so gewonnenen Bestandtheile stellt jederzeit ein vollständiges Skelet der ganzen Zellhaut dar, welches alle Organisationsverhältnisse derselben erkennen lässt und somit zeigt, dass die übrig bleibende Substanz mit der extrahirten an allen sichtbaren Stellen zusammengelagert war. Ist die frische Zellhaut mit kaltem und kochendem Wasser, Alkohol, Aether, verdünnten Mineralsäuren, Alkalien oder mit Salpetersäure und chlorsaurem Kali behandelt worden, so ist das jederzeit übrigbleibende Skelet[1]) eine farblose elastische, Wasser stark anziehende Substanz, die der Stärke ähnlicher ist, als irgend eine andere bekannte Substanz, welche ihres allgemeinen Vorkommens wegen als Zellstoff, Cellulose bezeichnet wurde und aus demselben Grunde der wesentliche organische Bestandtheil jeder Zellhaut ist. Ist die frische Zellhaut dagegen mit concentrirter Schwefelsäure behandelt worden, so bleibt nicht immer, häufig aber (zumal bei Holzzellen, Bastzellen, Epidermis), besonders dann, wenn die Einwirkung rechtzeitig unterbrochen wird, ein Skelet der Zellhaut übrig, welches (meist der innersten concentrischen Schichten beraubt) die Organisation der noch erhaltenen resistenten Schichten ebenfalls (ob auch im polarisirten Licht?) erkennen lässt und zeigt, dass die übrigbleibende Substanz an allen sichtbaren Stellen mit der durch die Schwefelsäure zerstörten Cellulose zusammengelagert war. Besonders die äusseren concentrischen Schichten der verholzten und cuticularisirten Zellen hinterlassen ein vollständiges derartiges Skelet. — Die organische verbrennliche Substanz der Zellhaut besteht demnach um es kurz auszudrücken, aus Cellulose und Nichtcellulose; die erstere zeigt überall eine grosse Uebereinstimmung, die letztere scheint aus sehr verschiedenen Verbindungen zu bestehen, deren Natur schlecht

1) Die in der genannten Art gereinigte Zellhaut, die nun bloss noch die Cellulose enthält kann man in demselben Sinne ein Skelet nennen, wie man von Kieselskeleten spricht, sowohl bezüglich der molecularen Anordnung als der Quantität der in Betracht kommenden Substanzen; das durch die Maceration in Salpetersäure und chlorsaurem Kali ausziehbare Lignin beträgt nach Franz Schulze bei dem Holz der Hainbuche, Eiche, Erle über 50 pCt., der Kiefer über 40 pCt., der Flachsfaser 17 pCt., bei Wallnussschalen 65 pCt. Die zurückbleibende Cellulose ist also ein Skelet der Haut, welches oft weniger als die Hälfte ihres Gewichts beträgt. (Fr. Schulze, Lehrb. d. Chem. f. Landw. II. 28).



bekannt ist und mit der Natur der Pflanze und der Art des Gewebes wechselt. Das Mengungsverhältniss beider ist ein mit der Art und dem Alter der Zelle sehr wechselndes; manche Zellhäute und vielleicht alle jüngsten Zellhäute enthalten fast ausschliesslich Cellulose (neben Wasser und Aschenbestandtheilen), in anderen überwiegt die Nichtcellulose so sehr, dass der extrahirbare Theil mehr als die Hälfte der Trockensubstanz der Haut ausmacht. Ueber die möglicherweise statthabende genetische Beziehung der Nichtcellulose zur Cellulose wurde am Schluss der Abhandlung »Stoffmetamorphosen« das Bekannte mitgetheilt und kann die Frage hier ausser Acht bleiben. Das Material zur Beantwortung der Frage, ob die beiden Bestandtheile, von denen die Nichtcellulose ein summarischer Ausdruck für sehr verschiedene chemische Verbindungen ist, sich überall zur Bildung der doppelbrechenden Molecüle vereinigen oder ob jede Verbindung für sich Molecüle bildet, welche den optischen Charakter der ganzen Haut bestimmen helfen, mangelt gegenwärtig vollständig.

Das Celluloseskelet der Zellhaut ist wie aus seiner Darstellung von selbst einleuchtet, in kaltem Wasser und den gewöhnlichen Lösungsmitteln unlösslich. Das einzige bekannte Lösungsmittel, welches keine (?) chemische Umwandlung der Cellulose bewirkt, ist das Kupferoxydammoniak [1]), durch Wasser (Säuren und Salze) wird sie daraus gefällt. Alle anderen Auflösungen der Cellulose finden unter Zersetzung oder chemischer Metamorphose statt. Wenn der Eingriff des Mittels in die chemische Structur kein zu energischer ist, so entsteht, (wie bei der Stärke) Dextrin und Glycose, deren Identität mit dem Dextrin und der Dextrose, die sich aus Stärke bilden, noch fraglich ist [2]).

α) Wassergehalt. Der absolute Wassergehalt frischer und lebender Zellhäute ist nicht näher bekannt; dass er bei verschiedenen Zellen sehr verschieden ist, ergiebt sich aber aus der Volumenabnahme und der Verdichtung beim Eintrocknen unter dem Mikroskop; im Mittel darf man wohl mehr als die Hälfte des Frischgewichts der Zellhaut als aus Wasser bestehend, ansehen. — Die Vertheilung des Wassers in derselben Zellhaut bewirkt, wie erwähnt, die Schichtung und Streifung derselben; dies wurde zuerst von Nägeli (Stärkekörner p. 63) bestimmt ausgesprochen. Die wasserarmen dichten Schichten erscheinen auch hier weisslich, die wasserreichen röthlich und spaltenähnlich; Nägeli stellt nach einer sehr scharfsinnigen Darlegung der Gründe und Widerlegung der früheren Ansicht von der Zusammensetzung der Zellhaut aus Primitivfasern, den Bau der Zellhaut folgendermaassen dar: [3]) Eine Zellhaut lässt sich aus nach drei Richtungen geordneten Lamellensystemen bestehend denken; jedes derselben besteht alternirend aus wasserreicheren und wasserärmeren Lamellen; die drei Systeme kreuzen sich in der Substanz der Zellhaut ähnlich wie die Blätterdurchgänge eines Krystalls. Das eine Lamellensystem ist die concentrische Schichtung der Haut, die im Längs- und Querschnitt sichtbar wird; die beiden anderen erscheinen auf der Flächenansicht als sich kreuzende Streifensysteme, die sich unter fast jedem Winkel schneiden können; beide stehen aber, wie es scheint meist rechtwinkelig auf den concentrischen Schichten. Zieht man ein kleines Membrandstück allein in Betracht, so sind folgende drei Fälle möglich und wirklich vorhanden: 1.) Die Schichtung und die beiden

---

1) Von Schweitzer 1858 entdeckt; das Lösungsmittel wird hergestellt durch Auflösen von frisch gefälltem und ausgewaschenem Kupferoxydhydrat oder kohlensaurem Kupferoxyd in einem Minimum von concentrirtem Ammoniak: (Kekulé, Lehrb. d. org. Chem. 389).

2) Kekulé a. a. O. 390.

3) Nägeli »Botanische Mittheilungen« p. 16 (in Sitzungsber. der k. bayer. Akad. d. Wiss. 7. Mai 1864). Die Literatur ist daselbst vollständig angegeben und ausgezeichnet kritisch behandelt; ihre Anführung kann hier unterbleiben.



Streifungen schneiden sich unter rechtem Winkel; ihre Normalen verhalten sich wie die Krystallaxen im quadratischen und orthorhombischen System; 2.) Die Schichtung kreuzt die beiden Streifungen rechtwinkelig, während letztere sich schiefwinkelig schneiden, oder es kann auch die Schichtung zu einer der beiden Streifungen schiefwinkelig geneigt sein, während die andere Streifung sich rechtwinkelig ansetzt; die Normalen verhalten sich wie die Krystallaxen im klinorhombischen System; 3.) Die Schichtung und die beiden Streifungen schneiden sich unter schiefen Winkeln; ihre Normalen entsprechen den Krystallaxen im klinorhombischen System. Den ersten Fall versinnlicht Nägeli beispielsweise durch Fig. 43, welche ein würfelförmiges Stück aus einer Zellhaut darstellt. Die Lamellen der drei Systeme, die sich hier rechtwinkelig kreuzen, wurden der Einfachheit wegen in ihren Dichtigkeitsunterschieden und in ihrer Dicke einander gleich gesetzt, was beides in der Wirklichkeit nicht vorzukommen braucht.[1]) Unter dieser Voraussetzung besteht das Hautstück aus zahlreichen Würfeln, die unter sich 4 verschiedene Grade der Dichtigkeit (des Wassergehaltes) zeigen, je nachdem sich an einer Stelle drei weiche Lamellen, oder zwei weiche und eine dichte, oder eine weiche und zwei dichte oder endlich drei dichte Lamellen kreuzen. In der Zeichnung sind die weichsten Stellen schwarz, die geringste Dichtigkeit ist durch eine einfache Lage von weissen Parallelen bezeichnet; wo sich zwei solche schneiden entsteht ein Würfel von höherer, wo sich drei Systeme von Parallellinien schneiden der höchste Grad von Dichtigkeit. Bei der hier gemachten Voraussetzung sind die drei Lamellensysteme für den Beobachter gleich deutlich; wenn aber die Dicke der Lamellen oder ihre Dichtigkeitsunterschiede in den drei Systemen verschieden sind, so werden die Streifungen und Schichtungen ungleich deutlich und es treten 6 oder 8 verschiedene Dichtigkeitsgrade der Substanz an den Kreuzungsstellen ein. Beim Eintrocknen geht die Streifung und Schichtung mehr oder weniger verloren, doch müssen sich mit Rücksicht auf die Dichtigkeitsunterschiede der Lamellen verschiedene Häute dabei sehr verschieden verhalten. Die Deutlichkeit und Mächtigkeit der Stellen verschiedenen Wassergehalts ist bei verschiedenen Zellen sehr wechselnd; manche zeigen die Structur erst, nachdem sie mechanisch oder chemisch verändert worden sind (Quetschung, Auflockerung durch Quellung in Schwefelsäure, Aetzkali, Salpetersäure u. s. w.) Im aufgequollenen Zustand fand Nägeli die Dicke eines Lamellenpaares (je eine weiche und dichte zusammen) = 0, 8 bis 1, 5 Mikromillimeter; in der unveränderten Membran müssen sie daher 0, 14 bis 0, 12 Mikromill. dick sein. An manchen Zellhäuten ist auf keine Weise jene Structur sichtbar zu machen. Nägeli schiebt dies auf die zu geringe Mächtigkeit des ganzen Schichtencomplexes, daher mangele die Sichtbarkeit der Structur bei jungen Zellen und am dünnwandigen Parenchym. Die Streifung ist nach ihm um so deutlicher, je mehr die Schichten unter einander parallel und je ebener sie sind; dieser regelmässige Verlauf findet aber die grössten Störungen an Häuten mit zahlreichen Poren, bei Ring-, Spiral- und Netzverdickungen. — Es giebt Zellen, an denen die concentrische Schichtung und die Streifung (von der Fläche gesehen) gleich deutlich oder gleich undeutlich sind; bei der grössten Mehrzahl der Zellen aber ist die Schichtung viel deutlicher als die Streifung, doch findet nach Nägeli auch das Umgekehrte statt z. B. bei alten Holzzellen. — Die Anordnung der Lamellen, welche als Streifung gesehen werden,

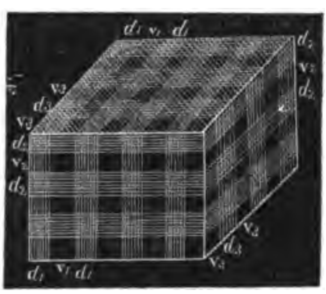


Fig. 43.

---

1) d_1 d_1 und v_1 v_1 sind zwei Lamellen des einen Systems, sie stehen senkrecht vor dem Leser und kehren ihm ihre schmale Seite zu; v_3 v_3 und d_3 d_3 sind zwei Lamellen des zweiten Systems, sie liegen parallel mit der Fläche des Papiers; d_2 d_2 und v_2 v_2 sind zwei Lamellen des dritten Systems, sie liegen (perspectivisch) horizontal vor dem Leser.

aber durch die ganze Dicke der Zellhaut dringen, zeigt mit Rücksicht auf die ganze Zelle drei Typen: diese Lamellen können so angeordnet sein, dass das eine Streifensystem der Zellenaxe parallel, das andere quer liegt (einfach gebaute Algen), oder beide Lamellensysteme beschreiben Schraubenlinien, gewöhnlich mit entgegengesetzter Windung und in der Regel schiefwinkelig zu einander geneigt. Die erstere (gerade) und zweite (spiralige) Streifung können in einander übergehen; wesentlich verschieden von Beiden ist die schiefe Ringstreifung die Nägeli zuerst auffand; die Lamellen der beiden die Streifung bewirkenden Systeme bilden schiefe Ringe, welche einander durchkreuzen; bei der spiraligen Streifung stellt eine der betreffenden Lamellen eine Wendeltreppe dar, bei »der schiefen Ringstreifung ist sie eine in der Mitte durchbrochene[1]) geneigte Scheibe, die genau einem schiefgeführten Querschnitt entspricht. Alle Streifen des einen Systems bilden einen Satz von solchen schiefen, unter einander parallelen Scheiben, die Streifen des anderen Systems einen Satz von ebenfalls schiefen und unter sich parallelen Scheiben, welche aber die des anderen Systems unter einem schiefen Winkel schneiden.« (a. a. O. p. 21). — Die von Nägeli aufgefundene Beziehung der Streifung zur Bildung der nach innen vorspringenden Verdickungen der Zellhaut (a. a. O. p. 24) gehört weniger hierher als in die Morphologie der Zellhaut. (Die genauere Beschreibung der meist sehr schwierigen und gewöhnlich nur bei sehr starken Vergrösserungen deutlichen Objecte, sowie Abbildungen derselben sind in Nägeli's Arbeit nachzusehen.)

β.) Cellulose. Wenn man, was ich gegenwärtig für zweckmässig halte, mit Payen[2]) und Mohl[3]) diejenige Substanz einer Zellhaut als Cellulose bezeichnet, welche nach Behandlung mit kaltem und kochendem Wasser, mit Alkohol und Aether, mit verdünnten Säuren und Alkalien und nach der Schulze'schen Maceration übrig bleibt, so fallen die Schwierigkeiten weg, mit denen sich Nägeli in seiner Abhandlung »über die chemische Zusammensetzung der Stärkekörner und Zellmembranen« eingehend beschäftigt.[4]) Die mit kaltem Wasser auflösliche Substanz der Zellhäute der Cotyledonen von Hymenaea Curbaril, Macuna u. s. w. kann alsdann wohl als eine der Cellulose sehr nahe verwandte, durch Metamorphose aus ihr sich bildende Verbindung betrachtet werden. Die Ansicht Nägeli's, dass die chemisch gleichconstruirte Substanz durch ungleiche Zusammenlagerung verschiedene Löslichkeit erlangen könne, hilft über die Schwierigkeiten doch nicht hinweg, denn die verschiedene Löslichkeit ist doch auch schliesslich ein chemischer Unterschied und das jener Ansicht zu Grunde liegende Princip, obwohl an sich richtig, ist in der Anwendung nicht frei von einer gewissen Willkürlichkeit. Ich halte es daher für zweckmässiger einstweilen die Payen-Mohl'sche Ansicht beizubehalten, bis zwingendere Gründe die Annahme in Wasser löslicher Cellulose nöthig machen.

§ 112. Quellung und Imbibition der Zellhaut.[5]) So wie die Stärkekörner werden auch die Zellhäute durch in sie eindringende und ihre Substanz chemisch verändernde Flüssigkeiten in ihrer Molecularstructur derart verändert, dass sie nun weit mehr Flüssigkeit einlagern, als im normalen Zustand. Dabei ist die Einlagerung nach verschiedenen Richtungen hin verschieden gross und dem entsprechend verändert sich das gegenseitige Verhältniss der Dimensionen. Es liegt indessen nur eine einzige genaue, allen wissenschaftlichen Anforderungen entsprechende Untersuchungsweise darüber vor, die man auch hier Nägeli, dem um die Molecularstructur der organisirten Gebilde verdientesten Forscher

---

1) Dem Lumen der Zelle entsprechend.
2) Payen: Ann. des sc. nat. 1840. T. XIV. p. 99.
3) Mohl: Die vegetabil. Zelle p. 188 und 191.
4) Botanische Mittheilungen a. a. O. 13. Juni 1863. p. 387 ff.
5) Ueber einige der wichtigsten Imbibitionswirkungen der Zellhäute ist die Abhandlung »Gewebespannung« zu vergleichen.

verdankt. Er liess[1] Schwefelsäure oder Kupferoxydammoniak auf die Bastzellen der Chinarinde, des Leins und Hanfes einwirken und erhielt folgende Resultate: Die äusserste Schicht der Zellhaut (Oberhäutchen, primäre Membran) wiedersteht den Quellungsmitteln energisch und dehnt sich in den Flächendimensionen nicht aus, sie wird in Flocken und Bändern zerrissen. Wenn an den Bastzellen die Ring- und Spiralstreifen zonenweise abwechseln, so sind es die Ringstreifenzonen, welche zuerst aufquellen. Sie lösen sich auch zuerst auf und bewirken das Zerfallen der Bastfasern in kurze Stücken. Die wichtigsten und überraschendsten Ergebnisse sind aber folgende: »Beim Aufquellen wird die Bastfaser und ebenso jede einzelne Schicht derselben kürzer und dicker, wobei eine Drehung um die Axe erfolgt und die Windungen der Spiralstreifen niedergedrückt werden.« — »Die Volumenzunahme der einzelnen concentrischen Lamellen ist ungefähr gleich gross oder nur wenig beträchtlicher bei den Inneren. Alle Lamellen haben ferner das Bestreben, stärker in die Dicke als in die Fläche aufzuquellen; aber rücksichtlich der Quantität besteht eine bedeutende Differenz zwischen aussen und innen. Die äussersten Schichten haben nämlich verhältnissmässig die grösste Neigung zur Verdickung und die grösste Abneigung in die Fläche zu wachsen. Dieser Gegensatz zwischen Dicken- und Flächenwachsthum wird allmählich schwächer, je mehr die Lamellen nach innen liegen.«

Um diese Effecte zu bewirken, müssen die Quellungsmittel eine geeignete mittlere Concentration haben; sind sie zu concentrirt, so löst sich die Haut von der Fläche aus auf. Nägeli schnitt die Bastfasern in kurze cylindrische Stücke; bei der Quellung sondern sich 2 — 3 concentrische Schichtencomplexe von einander ab, deren innere sich aus dem äusseren an beiden Enden herausschieben, weil letztere sich stärker verkürzen, aber auch jede tiefer nach innen liegende Schicht jedes Complexes sucht sich weniger zu verkürzen als die nächst äussere (a. a. O. p. 89). Wenn jedoch die Cohäsion der concentrischen Schichtencomplexe hinreichend gross ist, so bleiben sie vereinigt und der Abschnitt der Faser behält seine cylindrische Form indem er dicker und kürzer wird. An derartigen gequollenen Stücken von Leinfasern wurden die entscheidenden Messungen gemacht, von denen ich beispielsweise folgende anführe.

	Länge des Stückes	Breite desselben
in Wasser	85 Mikromill.	17 Mikromill.
in Kupferoxydammoniak	42 -	86 -

	Cylinderfläche in Quadratmillim.
in Wasser	4541
in Kupferoxydammoniak	11352

	Querschnitt in Quadratmikromillim.
in Wasser	227
in Kupferoxydammoniak	5811

	Cubikinhalt in Cubikmikromillim.
in Wasser	19295
in Kupferoxydammoniak	244062

Das Verhältniss zwischen Verkürzung und Verdickung ist so gross, dass sich ein länglicher Cylinder in eine flache Scheibe verwandeln kann. Ein cylindrisches Stück kann sich nämlich auf 1/2, selbst 1/4 und 1/5 seiner ursprünglichen Länge verkürzen, während sein Durchmesser bis auf das 4, selbst auf das 5 und 6 fache sich ausdehnt, womit selbstredend eine beträchtliche Volumenzunahme verbunden ist. Der Querschnitt vergrössert sich auf

1) Nägeli »Botan. Mittheilungen« a. a. O. Juli 1864. p. 98.



das 10, — 20 — 30fache während die Cylinderfläche nur auf das $1\frac{1}{2}$ — 3fache erwächst. »Man könnte also auch sagen (a. a. O. p. 91) eine die Axe unter einem rechten Winkel schneidende Molecularschicht wachse durchschnittlich 10 mal mehr in die Fläche als eine solche, welche in Form eines Cylindermantels die Axe concentrisch umschliesst. Doch wäre es jedenfalls eine ganz irrthümliche Vorstellung, wenn man annehmen wollte, es rückten beim Aufquellen in der erstgenannten Fläche die Molecüle 10 mal weiter auseinander als in der zweiten. Die Einwirkung der Quellungsmittel hat nämlich ohne Zweifel ein Zerfallen der Molecüle in kleinere und zugleich eine theilweise Verschiebung der letzteren zur Folge. Noch viel irriger wäre es, wenn man aus der Thatsache, dass die aufquellenden Cylinder sich verkürzen, den Schluss ziehen wollte, es rückten die Molecüle in der Längsrichtung zusammen, denn mit dem Kürzerwerden findet eine Drehung des Cylinders statt, was man an den Seitenstreifen deutlich sieht. Ihre Windungen werden niedergedrückt, so dass sie weniger steil ansteigen und mit der Axe einen grösseren Winkel bilden. Dabei wird jeder einzelne Streifen absolut länger und ohne Zweifel gilt dasselbe für die Molecularreihen, die wohl mit den Streifen in der Richtung zusammenfallen. Da beim Aufquellen die Cylinderfläche und ebenso jede einzelne mit ihr concentrische Molecularschicht auf eine grössere Fläche sich ausdehnt, so ist die Möglichkeit vorhanden, dass vermöge einer für die gegebene Molecularanordnung günstigen Drehung je die benachbarten räumlichen Puncte in allen Richtungen sich von einander entfernen.« — Aehnlich sind die Resultate bei Quellung in verdünnter Schwefelsäure. — Die Frage, ob bei der Befeuchtung trockener Bastzellen mit Wasser eine Verkürzung eintrete, lässt Nägeli unentschieden, doch ist dies nicht unwahrscheinlich; aber die Bastfasern nehmen so wenig Wasser auf, dass die entsprechende Längenveränderung unmessbar wird. Nicht minder wichtig sind Nägeli's Beobachtungen an Querschnitten von Bastfasern. An denen der Leinfasern sind im gequollenen Zustand innere Schichtencomplexe verbogen, weil sie in tangentialer Richtung stärker aufquellen als in radialer; aber die inneren Schichten dehnen sich auch in tangentialer Richtung stärker, als die äusseren, so dass diese Letzteren zuweilen platzen. Der geborstene äussere Schichtencomplex streckt sich dann mehr oder minder gerade, weil seine innern Schichten in tangentialer Richtung stärker quellen, als die äusseren. Aehnlich geschieht es auch auf Querscheiben von Chinabastzellen, wenn sie in Schwefelsäure quellen. Von den Tabellen Nägeli's lasse ich hier eine folgen, wobei ich die Dimensionen für die »spätere Wirkung« der Schwefelsäure allein hinstelle.

Chinabastzelle: Querschnitt in Mikromillimetern.

			Quadratinhalt.
I. Innere Schichtencomplexe.			
in Wasser	Radien = 9,5	und 15,5	462.
in Schwefelsäure . .	- = 32	- 40	4023.
II. Aeusserer Schichtencomplex[1])			
in Wasser	Dicke = 12	bis 16	1617.
in Schwefelsäure . .	- = 90,	Breite = 170	15300.

Die äusserste Schicht der Chinabastzelle dehnte sich in Schwefelsäure in tangentialer Richtung beinahe gar nicht aus. dagegen dehnte sich die innerste Schicht des äusseren Complexes tangential ungefähr auf's Doppelte und mehr aus; der ganze äussere Schichtencomplex wuchs in radialer Richtung auf das 5 — 7 fache des Ursprünglichen; der innere Schichtencomplex vergrösserte seinen Durchmesser auf das $2\frac{1}{2}$ — $3\frac{1}{2}$ fache, ihre tangen-

1) Durch den Druck der inneren zerrissen, stellt einen Kreisquadranten (statt eines Kreises wie vorher) dar.

tiale Dehnung war der radialen fast gleich; die Flächeninhalte des äusseren und inneren Complexes nahmen fast gleichviel zu, aber der innere wuchs in allen Richtungen gleichmässig, der äussere vorzüglich in radialer Richtung[1]).

Von allgemeinem Interesse ist eine Abhandlung[2]) Cramer's, worin derselbe gelegentlich des Verhaltens von Erineumschläuchen die allgemeine Frage nach der Formänderung einer Schraube behandelt, wenn in die Substanz derselben auf verschiedene Weise Wasser eingelagert wird. Schläuche von Erineum hatten sich im lufttrockenen Zustande bandartig zusammengelegt und schraubig gewunden (*C*), oder sie hatten ihren Hohlraum behalten, ihre Wandung aber war in ein schraubenförmiges Band auseinander gerissen (*A* und *B*). Werden derartige lufttrockene Schläuche in Schwefelsäure, Salpetersäure, Kali gelegt, so treten ähnliche durch Quellung bewirkte Erscheinungen ein, wie durch blosse Imbibition mit Wasser. Die Zellen wurden zuerst in absolutem Alkohol und dann in Wasser liegend gemessen; die Resultate waren

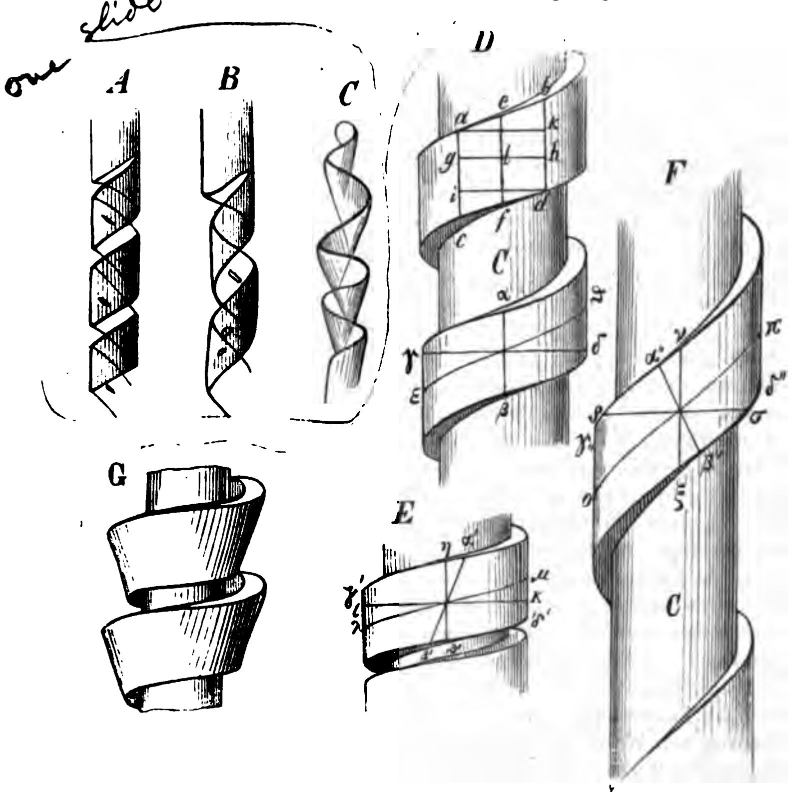


Fig. 44 (nach Cramer a. a. O.).

folgende: Die Zahl der Umläufe des Schraubenbandes verminderte sich zuweilen durch Imbibition; die Windungen erniedrigten sich um 80—48 pCt. und erweiterten sich um 8—70 pCt.; die Länge der Schraube nahm um $1/2$ bis 5 pCt. zu. Dies gilt von den hohlen Schläuchen, bei den bandförmig zusammengefallenen verhielt es sich aber ähnlich. Die genannten Formänderungen treten fast momentan ein; wurden die imbibirten Schläuche mit wasserentziehenden Mitteln behandelt, so g ah das Entgegengesetzte. — Cramer knüpft daran Betrachtungen

1) Abbildungen s. bei Nägeli a. a. O.

2) Pflanzenphysiol. Unters. von Nägeli und Cramer, Heft III. 1855. p. 28 ff.

folgender Art: werden Wassermolecüle nur in den radialen Richtungen und in allen concentrischen Schichten der Zellhaut gleichmässig eingeschoben, so verdickt sich Letztere blos; ausschliessliche Einlagerung in jeder Schicht der Haut nach allen Richtungen hat ein allseitiges Flächenwachsthum zur Folge u. s. w. Zur Erklärung jener Erscheinungen sind aber besonders die Fälle zu betrachten, wo die Einlagerung des Wassers nach verschiedenen Tangentialrichtungen verschieden und zugleich in correspondirenden Richtungen der verschiedenen concentrischen Schichten ungleich ist. Findet die Wassereinlagerung auf der Aussenfläche des Schraubenbandes am stärksten und zwar in der Richtung der stärksten Krümmung *g h*, *a k*, *i d* (Fig. *D*) statt, so nimmt die Krümmung zu, und die Windungen der Schraube verengen sich; dagegen tritt Erweiterung der Windungen ein, wenn die transversale Einlagerung nach innen (gegen die Axe hin) zunimmt. — Erfolgt die Wassereinlagerung nach aussen zunehmend in der Richtung $\varepsilon\ \vartheta$, so wird die Schraube niedergedrückt, das Krümmungsmaximum plattet sich ab, $\gamma\ \delta$ verwandelt sich in $\gamma'\ \delta'$ (*E*), das Krümmungsminimum $\alpha\ \beta$ rückt nach $\alpha'\ \beta'$ und zwischen beiden Richtungen bildet sich ein neues Krümmungsmaximum $\iota\ \varkappa$, so wie ein neues Minimum $\eta\ \vartheta$; so wird der Tendenz des Streifens $\varepsilon\ \vartheta$ (*D*), sich stärker zu krümmen Genüge gethan, er erscheint jetzt von aussen gesehen in der Lage $\lambda\ \mu$ (*E*). Schneidet die Richtung, in welcher die stärkere Einlagerung von Wasser in die äussere Schicht geschieht, die des ursprünglichen Krümmungsmaximums *g h* in *D* so, dass sie in einer entgegengesetzt gewundenen Schraubenlinie verläuft, so muss die Wirkung der vorigen entgegengesetzt sein, die Schraubengänge müssen höhere Windungen annehmen. Die Richtung $\gamma\ \delta$ (*D*) des früheren Krümmungsmaximums kommt in die Lage $\gamma''\ \delta''$ (*F*), die des Krümmungsminimums $\alpha\ \beta$ (*D*) in die Lage $\alpha''\ \beta''$; das neue Maximum und Minimum der Krümmung liegt nun (*F*) bei $\varrho\ \sigma$ und $\nu\ \xi$; der Streifen $\varepsilon\ \vartheta$ (*D*) hat die Lage $o\ \pi$ angenommen. Die entgegengesetzte Wirkung erfolgt, wenn in gleicher Richtung die Wassereinlagerung auch in den inneren Schichten (näher der Axe des Cylinders) überwiegt. — Es ergiebt sich also die Regel: 1) Verengerung der Schraubenwindungen wird bewirkt durch überwiegende transversale Einlagerung aussen; 2) Erweiterung durch überwiegende transversale Einlagerung innen; 3) Erniedrigung tritt ein a) durch überwiegende schiefe, homodrome Einlagerung aussen; b) durch überwiegende antidrome innen; 4) Erhöhung der Spirale tritt ein a) durch überwiegende homodrome Einlagerung innen, b) durch antidrome aussen. Die wirkliche Formveränderung einer schraubenförmigen Zellhaut erfolgt nun durch verschiedene Combination dieser Vorgänge: Die Erineumschläuche nehmen durch Wassereinlagerung erweiterte Windungen an, sie müssen also in transversaler Richtung auf der Innenseite mehr Wasser einlagern als aussen; ihre Windungen erniedrigen sich aber auch gleichzeitig, dies kann geschehen durch schiefe homodrome Einlagerung überwiegend aussen oder durch antidrome innen. — Die Form der Schraube *G* entsteht aus der Form *D* entweder dadurch, dass die transversale Einlagerung der Aussenschicht sich von *e* durch *l* bis *f* steigert oder dadurch, dass sie sich in der Innenschicht von *f* durch *l* bis *e* vermehrt. Es ist leicht zu begreifen, wie durch Einlagerung von Wasser die Aussenfläche der Schraube auch eine Hohlkehle, oder einen vorspringenden Wulst in der Richtung von $\varepsilon\ \vartheta$ (*D*) u. s. w. bilden kann. — Die Schraube kann sich in ein gerades Band verwandeln 1) durch Erweiterung ihrer Windungen vermittelst transversaler überwiegender Einlagerung der Innenschicht oder 2) durch Erhöhung der Windungen, die nach der obigen Regel erfolgt. Die fortgesetzte Aenderung, welche zur Geradestreckung durch Erweiterung der Windungen führt, kann endlich das so entstandene Band in eine entgegengesetzte gewundene Schraube überführen. Aus einem geraden Bande entsteht ein Ring, wenn die Einlagerung auf der Vorderseite die auf der Hinterseite überwiegt und ihre Richtung mit den Rändern des Bandes parallel ist; es entsteht eine Schraube wenn diese Richtung die Seitenränder des Bandes schief schneidet. Der Cylindermantel einer langgestreckten Zelle kann in gerade längsläufige Bänder zerlegt werden, und aus dem eben Gesagten erhellt, wie dieser Cylindermantel eine schraubige Drehung (rechts oder links) erleiden kann (Drehung der Charenschläuche).

Im Folgenden stelle ich nun noch eine Reihe von Angaben zusammen, welche zur Quel-

lung der Zellhäute eine Beziehung haben, ohne dass dieselben die betreffenden physiologischen Fragen in irgend einer Richtung erschöpfend beantworten.

Das Aufquellen des Holzes im Wasser ist die Resultirende aus den Quellungen der einzelnen Zellhäute; die Füllung der Hohlräume des Holzes kann auf die Volumen- und Dimensionsänderungen keinen Einfluss haben. Von diesem Gesichtspunct aus ist eine Untersuchung von Laves physiologisch brauchbar[1]: Er legte regelmässig geschnittene Holzstücke, nachdem sie stark ausgetrocknet waren, so lange in Wasser, bis die Gewichtszunahme sehr unbedeutend wurde, d. h. bis sie 60—80 Proc. ihres Gewichts davon aufgenommen hatten, was binnen 7 Tagen in Wasser von 14—16^0 R. eintrat. J. Weisbach hat aber später nachgewiesen, dass die Ausdehnung selbst nach Monaten noch nicht ganz beendigt ist, indessen wird sie, nach Aufnahme der Hauptmasse des Wassers, sehr unbedeutend. Die folgenden von Laves gefundenen Zahlen geben also nicht streng die absoluten Zunahmen der Dimension an durch Quellung in Wasser, aber sie genügen für den Nachweis, dass das Holz sich nach verschiedenen Richtungen in verschiedenem Maasse ausdehnt[2]).

Lineare Ausdehnung des Holzes bei dem Uebergang vom trockenen in den mit Wasser fast gesättigten Zustand:

	in der Axe	im Radius	in der peripherischen Richtung
Acacie	0,035	3,84	8,52
Ahorn	0,072	3,35	6,59
Apfel	0,109	3,00	7,39
Birke	0,222	3,86	9,30
Birnbaum	0,228	3,94	12,70
Rothbuche	0,200	5,03	8,06
Weissbuche	0,400	6,66	10,90
Buchsbaum	0,026	6,02	10,20
Ceder (Lib.)	0,017	1,30	3,38
Citrone	0,154	2,18	4,51
Ebenholz (schwarz)	0,010	2,13	4,07
Eiche (jung)	0,400	3,90	7,55
Eiche (alt)	0,130	3,13	7,78
Esche (jung)	0,821	4,05	6,56
Esche (alt)	0,187	3,84	7,02
Fichte	0,076	2,41	6,18
Rosskastanie	0,088	1,84	5,82
Kiefer	0,120	3,04	5,72
Kirschbaum	0,112	2,85	6,95
Lärche	0,075	2,17	6,32
Linde	0,208	7,79	11,50
Mahagoni	0,110	1,09	1,79
Nussbaum	0,228	3,53	6,25
Pappel	0,125	2,59	6,40
Weisstanne	0,122	2,91	6,72
Ulme	0,124	2,94	6,22
Weide	0,697	2,48	7,31
Trauerweide	0,330	2,55	6,91

1) »Ueber das Schwinden und Quellen der Nutzhölzer« von Hofbaurath Laves im Polytechnischen Centralblatt von Hülse und Weinlig. 1837. p. 799.

2) Die hier mitgetheilte Tabelle ist nur ein Auszug aus der von Laves.



Julius Weisbach[1]) mass parallelepipedische Holzstücke, welche im Zustand grosser Trockenheit in fliessendes Wasser untergetaucht und so erhalten wurden; er fand, dass das Anschwellen des Holzes innerhalb der ersten zwei Monate erfolgt, nach dieser Zeit erleidet das Volumen eine bedeutende Aenderung nicht mehr; das Einsaugen von Wasser und die daraus entspringende Gewichtsvermehrung dauert weit längere Zeit, erst nach mindestens sechs Monaten wird diese Zunahme unmerklich; das Maximum des Wassergehalts und des Volumens erhält sich mehrere Jahre lang ziemlich unverändert und muthmasslich so lange, als eine innere Veränderung, z. B. Fäulniss nicht eintritt; das nach mehrjährigem Quellen in Wasser wieder ausgetrocknete Holz nimmt ziemlich das erste Volumen und Gewicht wieder an.

Nach ein- bis dreijährigem Liegen in Wasser[2])

	100 Gew. Theile trocknes Holz hatten aufgenommen an Wasser:	100 Raumtheile des trocknen Holzes hatten sich dabei ausgedehnt um:
Ahorn 1.	87 Gew. Th.	9,4 Raumtheil
Ahorn 2.	87	7,1
Apfelbaum	86	10,9
Aspe 1.	78	5,2
Aspe 2.	80	8,0
Birke 1.	97	7,0
Birke 2.	91	8,8
Birnbaum	91	8,6
Rothbuche 1.	99	9,5
Rothbuche 6.	63	10,9
Weissbuche	60	12,9
Eiche 1.	60	7,2
Eiche 2.	91	7,9
Erle 1.	163	6,8
Erle 2.	136	5,8
Esche	70	7,5
Fichte 1.	94	5,7
Fichte 2.	130	5,1
Kiefer	102	4,8
Kirsche	88	9,4
Linde	113	11,3
Pappel	214	8,5
Tanne 1.	83	3,6
Tanne 2.	94	7,2
Ulme	102	9,7

Stücke von 30 Jahre lang im Gange gewesenen Wassermühlrädern aus Fichten- und Tannenholz zeigten folgende Aenderung:

	100 Gew. Theile trocknen Holzes hatten aufgenommen an Wasser:	100 Raumtheile trocknen Holzes hatten sich dabei ausgedehnt um:
Fichtenstücke	131	8,6
»	70	4,4
»	126	8,5
»	166	6,0
Tannenstücke	123	7,2

1) Ebenda 1845. p. 570.
2) Auch diese Tabelle ist nur ein Auszug der Weisbach'schen.

Weisbach zieht aus seiner vollständigen Tabelle den Schluss, »dass das Anschwellen des Laubholzes (8,8 Proc.) grösser ist als das Anschwellen (5,5 Proc.) des Nadelholzes, dass ferner das Laubholz weniger Wasser (83 Proc.) einsaugt, als das Nadelholz (102 Proc.).« Dieses Resultat kann wohl vorzugsweise dem Umstand zugeschrieben werden, dass die Masse des aufgenommenen Wassers nur zum Theil in die Zellhäute eindringt, zum Theil aber die Zellräume erfüllt, während nur der erstgenannte Theil die Volumenzunahme bewirkt. — Diese sowohl wie die vorhergehenden Beobachtungen von Laves können selbstredend nicht mit denen von Nägeli an einzelnen Zellen verglichen werden, so lange nicht weitere vermittelnde Thatsachen vorliegen; zunächst beobachtete Nägeli Bastzellen und nicht Holz, sodann wurde bei ihm die Molecularstructur durch chemische Mittel zerstört, die Quellung war enorm gross, hier aber blieb die Structur wohl erhalten, die Quellung war gering; endlich konnten bei den einzelnen Zellhautstücken Nägeli's alle Dimensionsänderungen sich freier äussern, als hier bei dem Holz, wo Tausende dicht gedrängter Zellhäute sich gegenseitig drücken. — Dass die Zellwandungen des jungen Holzes sowohl in der Längsrichtung als in der peripherischen mehr Wasser und weniger Substanz enthalten, als die des alten Holzes, zeigt die schon von Du Hamel[1]) studirte Thatsache, dass ein längs über Kreuz gespaltener junger Stamm seine Theile concav nach aussen krümmt, wenn er austrocknet, dass ebenso beim Austrocknen der Stämme Längsrisse entstehen, deren Breite nach ihm bis auf $^1/_{12}$ des Umfangs anwächst.

Der Leinsamen- und Quittenschleim sind Abänderungen des Zellstoffs, welche sich durch ihre Quellungsfähigkeit auszeichnen. Cramer[2]) fand, dass lufttrockener Quittenschleim mit seinem 100fachen Gewicht Wasser eine kaum bewegliche Gallert bildet, während lufttrockener Leinsamenschleim mit seinem 100fachen Gewicht Wasser einen relativ leicht fliessenden Schleim darstellt. Die Cohäsion des Quittenschleims bei verschiedenem Wassergehalt bestimmte er folgendermaassen. Eine gläserne Röhre wurde unten mit einem Drahtnetz verschlossen, dessen Maschen im Mittel 0,079 Quadratmillimeter gross waren. Die Röhre wurde mit Quittenschleim von verschiedenem Procentgehalt an Substanz gefüllt und die Druckhöhe beobachtet, bei welcher nichts mehr durch das Drahtnetz ging; die Druckhöhen können als Wasserhöhen betrachtet werden, da das spec. Gewicht des Schleims von dem des Wassers kaum abweicht.

Nach Cramer:

Versuch:	Gehalt an trockener Substanz:	Druckhöhe bei welcher nichts mehr durch das Drahtnetz filtrirte:
I.	1,60 Proc.	68 Millim.
II.	1,16 »	36 »
III.	0,908 »	24 »
IV.	0,747 »	18 »
V.	0,634 »	14 »

Die Tabelle lehrt, dass die Zähigkeit des Schleims mit seinem Gehalt an Trockensubstanz zwar zunimmt, aber in einem rascher wachsenden Verhältniss.

(Wegen der Kraft, womit das Wasser in die Zellhaut eindringt, s. die Abh. »Wasserströmung.«)

§ 113. **Verhalten der Zellhaut zum Iod.** Die Zellhäute färben sich je nach der Natur der Substanzen, aus denen sie zusammengesetzt sind, und je nach den mitwirkenden gelösten Stoffen, mit Iod in sehr verschiedenen Tönen: gelb, braun, blau, violett, rothviolett[3]). — Nur in wenigen Fällen gelingt es,

1) Du Hamel, Fällung der Wälder übers. von Schöllenbach. II. 88.

2) Cramer in Pflanzenphysiol. Unters. von Nägeli und Cramer. III. Heft. p. 7 ff.

3) Da die verschiedenen Schichten der Zellhaut (besonders wenn sie sehr dick ist) unter

durch Zusatz von Iod in Wasser sofort eine blaue Färbung zu erzielen (Fruchtschläuche der Flechten), bei sehr vielen Zellen (zumal dem saftigen Parenchym) kann eine Einlagerung des Iods mit blauer Farbe schon dadurch erreicht werden, dass man sie mit wasserhaltiger Iodlösung eintrocknen lässt und dann wieder befeuchtet; in diesen und anderen Fällen wird blaue Einlagerung durch die Mitwirkung von verdünnter Schwefelsäure bewirkt (Markstrahlen, Parenchym innere Schichten der meisten Zellhäute der Gefässbündel und Epidermis); in allen Fällen aber, wo diese Mittel nicht genügen, die blaue Färbung hervorzubringen, ist es doch möglich dies zu bewirken, wenn man die Zellhaut der vorgängigen Einwirkung (»Reinigung«) durch Mineralsäuren und Alkalien unterwirft. Die Cuticula[1]) und die Cuticularschichten der Epidermis, sowie die Korkzellhäute, können durch langdauernde Einwirkung des Kalis bei niederer, oder durch rasche Wirkung bei höherer Temperatur, die Bastzellen, Holzzellen, Gefässe u. a. ebenso durch Salpetersäure für die Bläubarkeit durch Iod vorbereitet werden. Diese Ergebnisse wurden vorzugsweise (fast ausschliesslich) durch die Arbeiten H. von Mohl's gewonnen[2]) und sind als experimentelle Hilfsmittel längst Gemeingut der Mikroskopiker geworden. Dagegen wird die Deutung der Wirkungsweise jener Verfahrungsarten, wie H. v. Mohl sie gegeben hatte, durch eine neuere Arbeit Nägeli's zum Theil in Frage gestellt; gestützt auf die Entdeckung Commaille's[3]), dass in der wässerigen alkoholischen Iodtinctur sich mit der Zeit Iodwasserstoffsäure bildet, und dass diese ihrerseits die Bläuung der Zellhaut durch Iod begünstigt, behauptet Nägeli, dass sich in solchen Fällen, wo man mit wässeriger Iodtinctur eine Bläuung bewirkt, immer auch Iodwasserstoffsäure als assistirende Verbindung bilde und die Bläuung bewirken helfe, und dass die Schläuche der Flechtenfrucht die einzigen Zellhautgebilde seien, die thatsächlich nur durch Wasser und Iod (ohne Mitwirkung von Iodwasserstoffsäure oder einer anderen assistirenden Verbindung) sich bläuen. Nägeli gelangte durch seine sehr ausgedehnten Untersuchungen zu dem Hauptergebniss[4]), zur Bläuung der Zellmembran (mit Ausnahme der Flechtenschläuche) sei jedenfalls neben Iod und Wasser die gleichzeitige Anwesenheit einer der folgenden assistirenden Verbindungen erforderlich; nämlich Iodwasserstoffsäure, Iodkalium, Iodammonium, Iodzink (oder ein anderes Iodmetall), Schwefelsäure, Phosphorsäure (Chlorzink?); dabei bemerkt er, dass Schwefelsäure und Phosphorsäure vielleicht nicht unmittelbar

---

einander chemisch verschieden sind, so treten auch verschiedene Färbungen an derselben Zellhaut auf.

1) Die Bläuung der echten Cuticula nach Behandlung mit Kali wurde zuerst von Hofmeister aufgefunden (Sitzungsber. d. k. sächs. Gesellsch. d. Wiss. Leipzig 1858. 20. Februar. p. 21).

2) H. v. Mohl, Vermischte Schriften bot. Inhalts. 1845. p. 334, und besonders: Bot. Zeitg. 1847. p. 497 ff. In der ersten Arbeit ist auch der Antheil Meyens und Schleidens an der Geschichte dieser Reactionen nachzusehen.

3) Commaille, Journ. Pharm. Chim. 1859. I. 409: Iodsäure soll sich dabei nicht bilden. Nägeli weist darauf hin, dass es für obige Versuche nicht gleichgiltig ist, ob man frische oder alte Iodlösung (in Wasser oder Alkohol) für die Reaction verwendet; die letztere enthalte muthmasslich immer Iodwasserstoffsäure, um diese ausser Spiel zu setzen, müsse das Object in reines Wasser mit einem Iodstückchen gelegt werden. Dauert dieser Versuch lange, so trete ebenfalls die Bildung der Säure ein.

4) Nägeli, (Sitzungsber. der k. bayer. Akad. d. Wiss.) »Bot. Mittheilungen.« 1863. p. 383.

die betreffende Art der Einlagerung des Iod bewirken, sondern dadurch, dass sie die Bildung von Iodwasserstoffsäure durch Zersetzung von Alkohol (der Iodtinctur), oder von organischen Verbindungen der Zelle begünstigen, dass also die blaue Farbe fast ausschliesslich durch das Vorhandensein der bestimmten Menge einer Iodverbindung bedingt würde. Die Wirkung dieser assistirenden Verbindungen besteht nach Nägeli keineswegs allein darin, dass sie die Zellhaut auflockern und chemisch verändern, sondern sie müssen im Inneren der Zellhaut selbst anwesend sein, um die Einlagerung des Iod gerade mit blauer Farbe zu bewirken, wobei sie eine specifische Wirkung auf die Molecularkräfte ausüben, welche die bläuende Anordnung der Iodtheilchen in der Haut bedingt. Werden die assistirenden Verbindungen, nachdem sie in die Haut eingedrungen waren, weggenommen, so hört die Bläuung durch Iod und Wasser auf[1]; die Quellung, welche jene bewirken, ist deshalb nicht die Ursache, weil andere Quellungsmittel (wie Salzsäure, Salpetersäure, Kupferoxydammoniak) die Bläubarkeit durch Iod und Wasser nicht ermöglichen (a. a. O. p. 382), weil ferner die durch jene Mittel gebläuten Häute nach dem völligen Auswaschen gequollen bleiben, durch reines Wasser und Iod aber keine blaue Farbe mehr annehmen.

Die specielleren Nachweisungen Nägeli's können ihrer Weitläufigkeit wegen auch hier nicht aufgenommen werden. Seine genannte Abhandlung bezieht sich nur auf diejenigen Zellhäute, welche ohne vorhergehende Behandlung mit Kali oder Salpetersäure, oder dem Schulze'schen Reagens sich durch Iod bläuen lassen, wenn dieses nämlich mit den genannten assistirenden Verbindungen zusammen die Zellhaut durchdringt. Auf derartige Zellhäute beziehen sich seine Folgerungen zunächst, von denen ich hier noch die wichtigeren anführe.

Die Menge des eingelagerten Iod (a. a. O. p. 364) bedingt nach ihm im Allgemeinen nicht den Farbenton, sondern nur seine Intensität: man kann jeden Ton (gelb, orange, roth, violett, blau) durch wenig Iod hell, durch viel Iod intensiv erhalten. Wenn sich bei der Einwirkung des Iod noch Iodwasserstoffsäure bildet, so geht das Hellgelb auch in Dunkelblau über: in anderen Fällen geht durch Mehraufnahme von Iod das Blau in Braun über, wenn die Haut aus verschieden reagirenden Stoffen besteht. Wenn ferner Zellhäute, welche von Wasser durchdrungen irgend eine Farbe angenommen haben, bei gewöhnlicher Temperatur ihr Wasser verlieren, ohne dass eine chemische oder physikalische Veränderung erfolgt, so behalten sie diese Farbe (a. a. O. p. 370); ist dagegen in dem durchtränkenden Wasser eine Substanz gelöst, welche bei der Verdunstung jenes concentrirter wird, so kann dieselbe auf die Anordnung der Iodtheilchen einwirken, und eine Farbenänderung bedingen. Wenn dagegen eine mit Iod gefärbte Haut trocken oder befeuchtet, sich entfärbt, so wird auch häufig der Ton der Farbe geändert, von Blau, durch Roth in Gelb übergehend. — Durch Ioddämpfe (a. a. O. p. 373) werden alle lufttrockenen Zellhäute gelb bis schwarzbraun gefärbt. »Von den mit Wasser imbibirten Membranen nehmen, wenn kein anderer die Iodeinlagerung fördernder Stoff anwesend ist, manche gar kein Iod auf, viele lagern es mit gelber oder brauner, einige mit rother oder violetter, und wenige mit blauer Farbe ein. Die Farben sind alle den Kohlehydraten (?) der Zellmembran eigenthümlich, und werden nicht etwa die einen derselben durch fremde Einlagerungen (Proteinverbindungen) bewirkt.«

§ 114. Die molecularen Vorgänge bei dem Wachsthum der Zellhäute haben noch keine so durchgreifende Behandlung erfahren, wie es bei den Stärkekörnern durch Nägeli geschehen ist; doch verdankt man diesem Forscher den Nachweis der Thatsache, dass die Zellhaut gleich dem Stärkekorn durch Einlagerung neuer Molecüle zwischen die bereits vorhandenen wächst:

1) A. a. O. p. 380.

seine Gründe gegen die frühere Theorie des Wachsthums durch Apposition neuer Schichten sind durchschlagend, zahlreiche von ihm näher beleuchtete Fälle des Zellhautwachsthums lassen keine andere Erklärung als durch Intussusception zu, und es ist wahrscheinlich, dass auch in allen übrigen Fällen, wo die Beobachtung der entscheidenden Thatsachen schwieriger ist, seine Theorie gelten wird; dass zumal das Flächenwachsthum der Zellhautschichten überall durch Intussusception erfolge, kann als gewiss angenommen werden.

Wenn aber schon bei den Stärkekörnern, wo die chemische Zusammensetzung überall fast dieselbe, an sich relativ einfache ist, das Verständniss der Molecularvorgänge des Wachsthums nur durch complicirte Schlussreihen und scharfsinnige Combinationen sehr heterogener Thatsachen zu gewinnen war, so mehren sich bei der Zellhaut die Schwierigkeiten noch bedeutend, weil hier zahlreiche chemische Verbindungen an der Zusammensetzung sich betheiligen, ein beständiger Wechsel derselben innerhalb derselben Haut stattfindet und eine Mannichfaltigkeit der Verhältnisse obwaltet, welche das allgemeine Gesetz schwer erkennen lässt; die für die Mechanik des Wachsthums so wichtigen Spannungsverhältnisse sind wesentlich andere, als bei den Stärkekörnern, und bei verschiedenen Zellhäuten wahrscheinlich ziemlich abweichend und durch Nebenumstände (Zusammenlagerung der Zellen) modificirt.

Die Zellhaut wird von dem Protoplasma ausgeschieden, und wahrscheinlich ist die ausgeschiedene, den Gestaltungsvorgang bestimmende Substanz immer Zellstoff; dieser letztere findet sich aber weder im Zellsaft noch im Protoplasma aufgelöst; dennoch kann andererseits nur eine gelöste Substanz die Mutterlauge der Zellhaut sein. Es ist daher mehr als wahrscheinlich, dass der Bildungsstoff, aus welchem sich die Zellhautmolecüle aufbauen, erst in dem Moment seines Festwerdens in Cellulose umgewandelt wird, und dass die Mutterlauge eine nahe verwandte gelöste Substanz enthält, welche durch eine geringe Umwandlung feste Cellulosenmolecüle bildet. Es waltet daher ein ähnliches Verhältniss ob, wie bei der Entstehung der Stärkekörner, wo wir ebenfalls feste geformte Gebilde aus einer Mutterlauge sich ernähren sehen, die selbst noch keine Stärke enthält. Bei der Aehnlichkeit der Stärkekörner und der Cellulosehaut ist die Annahme nicht zu gewagt, dass beide sich aus derselben Mutterlauge bilden, und dass der Unterschied eben nur darin liegt, dass die Körner im Inneren des Protoplasmaleibes, die Häute auf seiner Oberfläche entstehen[1]). Diese Ansicht gewinnt um so mehr an Wahrscheinlichkeit, wenn man bedenkt, dass die Stärkekörner, wo sie vorkommen, wesentlich als Material der Zellstoffbildung auftreten, dass durch ihre Auflösung im Protoplasma die Substanz für das Wachsthum der Zellhäute gewonnen wird. Da nun aus früher genannten Gründen die Stärkekörner wahrscheinlich aus Glycose sich bilden, und bei ihrer Auflösung in der Pflanze Glycose ergeben, so ist es wahrscheinlich, dass auch die Cellulosemolecüle zunächst aus Glycose entstehen. In einer der vorigen Abhandlungen wurde schon darauf hingewiesen, dass in den meisten Fällen da, wo Zellhäute sich bilden und wachsen, die benachbarten Stärkekörner unter transitorischer Glycosebildung verschwinden; während bei der Keimung der Dattel anderseits die Cellulose des Endosperms sich auflöst, und im Saugorgane als Glycose und Stärke wieder auftritt, um in die wachsenden Keimtheile geleitet, endlich zu verschwinden, wenn die Zellhäute derselben sich ausbilden.

Mag nun die Mutterlauge der Zellstoffmolecüle enthalten was sie will, so ist doch gewiss, dass sie in die bereits gebildete erste Schicht der Zellhaut durch Imbibition eindringt, und dass zwischen den schon vorhandenen Zellhautmolecülen der chemische Process fortschreitet, der aus jener gelösten Substanz Zellstoffmolecüle erzeugt oder zur Vergrösserung der-

1) Vergl. Nägeli »Stärkekörner.« p. 329.



selben beiträgt. Dass dies der Fall sein muss, geht bestimmt aus Nägeli's Ausführungen hervor[1]). — Er zeigt zunächst, auf wie grosse Schwierigkeiten die Annahme stösst, dass die Zellhäute ausschliesslich durch Apposition neuer Schichten wachsen, wobei es einstweilen gleichgiltig ist, ob die neuen Schichten innen oder aussen auf den älteren angelagert werden. Bei dieser Annahme nämlich müsste man voraussetzen, das Flächenwachsthum der Zellhaut erfolge nicht durch Molecularkräfte in ihr selbst, sondern durch eine passive Dehnung, die sie durch den an Volumen zunehmenden Inhalt erfährt[2]). Dabei müsste man den schon vorhandenen Schichten entweder eine so bedeutende Dehnbarkeit zugestehen, dass sie sich auf das Hundert- und Tausendfache linear ausdehnen können, oder aber annehmen, dass sie zerreissen und durch neue, umfangreichere Schichten ersetzt werden; ersteres würde aber eine entsprechende Verdünnung nöthig machen, die nicht beobachtet wird, und zudem ist eine so enorme Dehnbarkeit gewiss nicht vorhanden, Letzteres (das beständige Zerreissen der zu kleinen älteren Schichten und ihr Ersatz durch grössere neue) stützt sich auf keine Beobachtung, und würde nicht einmal zur Bildung einer geschichteten und zugleich in die Fläche wachsenden Membran führen können; in diesem Falle könnte eine Aufeinanderlagerung von Schichten überhaupt erst nach vollendetem Flächenwachsthum eintreten. — Die Annahme, dass die Flächenzunahme einer wachsenden Zellhaut nur durch ihre Dehnbarkeit und durch den Druck des Inhalts der Zelle bewirkt werde, stösst aber noch auf andere der Beobachtung widersprechende Folgerungen. Der von dem Zellinhalt ausgehende Druck müsste nach hydrostatischen Gesetzen wirken und auf sämmtliche Stellen der wachsenden Zellhaut gleichmässig einwirken; wäre nun der Widerstand der dehnbaren Haut überall gleich, so müsste eine freiliegende Zelle sich mehr und mehr der Kugelform nähern; aber in den allermeisten Fällen entfernt sich die Zelle immer mehr von dieser Form; und bei jener Voraussetzung ist das Letztere nur dann erklärlich, wenn die Zellhaut nach verschiedenen Richtungen hin ungleich dehnbar ist. Diese Ungleichheit der Dehnbarkeit müsste nun in manchen Fällen enorme Werthe erreichen, da z. B. eine Röhrenzelle von Nitella syncarpa um das Zweitausendfache in die Länge, aber nur um das zehnfache in die Dicke wächst; noch grösser wäre das Verhältniss bei Spirogyra, wo die Verlängerung und Quertheilung beständig fortschreitet, ohne dass eine Vergrösserung im Umfang des Querschnitts erfolgt. Wenn nun ein so grosser Unterschied in der Dehnbarkeit nach verschiedenen Richtungen der Zellhaut bestände, so müsste sich dies wenigstens theilweise durch eine entsprechende (elastische) Zusammenziehung der Haut kund geben, wenn der Druck des Zellinhalts aufgehoben wird. Letzteres wird aber durch Exosmose erreicht und Nägeli fand, dass Spirogyrenzellen dabei (in Zuckerwasser) um 5 Proc. schmäler und um 4 Proc. kürzer werden.

Auf noch grössere Schwierigkeiten würde die consequente Appositionstheorie in solchen Fällen stossen, wo einzelne Querzonen der Zellhaut allein oder stärker wachsen, als die übrigen Theile derselben (bei fadenförmigen Florideen, Antithamnion cruciatum, Pterothamnion plumosum u. a. nach Nägeli a. a. O. p. 280), oder wo an bestimmten Stellen ganz neue Zellhautstücke sich einschieben, wie es bei den Diatomeen und Desmidiaceen geschieht; noch weniger ist die Appositionstheorie geeignet, von dem Spitzenwachsthum mancher Zellen, z. B. von Caulerpa u. a. Rechenschaft zu geben[3]). Die mit dem Längenwachsthum der Zellhaut so häufig verbundene Drehung derselben um ihre Axe stösst bei der Appositionstheorie auf unlösbare Schwierigkeiten, während sie sich durch Intussusception sehr einfach erklärt. Eine derartige Drehung, wie sie z. B. bei den Internodien der Characeen vorkommt, erfordert im letzteren Falle nichts, als dass das Wachsthum der äusseren Zellhaut-

1) Ich behandle hier den Gegenstand kürzer als es seine Wichtigkeit erfordern würde, da er voraussichtlich durch Hofmeister im ersten Bande des Handbuchs eine sehr eingehende Behandlung erfahren wird.

2) Nägeli, »Stärkekörner.« p. 279.

3) Vergl. Unger, Anat. und Physiol. p. 95.



schichten stärker sei, als das der inneren, und dass die Einlagerung nicht mathematisch genau in der Seitenlinie der cylindrischen Zelle (vergl. § 112 Cramer), sondern etwas schief erfolge.

Auch das Wachsthum der Zellhaut durch Intussusception setzt eine verschiedene Cohäsion der Zellhautmolecüle nach verschiedenen Richtungen hin voraus, wenn, wie es gewöhnlich geschieht, das Wachsthum nach verschiedenen Richtungen hin verschieden gross ist: die Einlagerung neuer Molecüle wird in der Richtung des geringeren Widerstandes zunehmen. Allein die Einschiebungstheorie stösst dabei nicht auf die Schwierigkeiten, welche die Apposition hervorruft; während die Letztere enorme Unterschiede der Dehnbarkeit der wachsenden Hautschicht annehmen muss, begnügt sich die Annahme des Wachsthums durch Intussusception mit Cohäsionsdifferenzen nach verschiedenen Richtungen, deren Werthe unmessbar gering sein können. Soll eine Zelle z. B. viel stärker in die Länge als Breite wachsen, so genügt es, dass eine bestimmte Anordnung der Molecüle vorhanden sei, die eine leichtere Einlagerung in der Längsrichtung gestattet; dies geschieht, wenn die Widerstände der Einlagerung in der Längsrichtung zunächst um ein unendlich Geringes kleiner sind, als in der Breitenrichtung; es findet demgemäss eine unendlich geringe Einlagerung in der Längenrichtung statt, und die Anordnung der Molecüle kann nun abermals eine solche sein, dass die folgende Einlagerung in derselben Richtung wieder einen unmerklich geringeren Widerstand erfährt u. s. w. Indem also bei dem Wachsthum nach einer Richtung hin die entsprechende Anordnung der Molecüle sich immer wieder herstellt, kann eine unmerklich geringe Differenz der Cohäsion endlich zu einem sehr verschiedenen Wachsthum nach verschiedenen Richtungen hin führen.

Der hier nur angedeutete Gedankengang Nägeli's führt zu der Ueberzeugung, dass wenigstens das Flächenwachsthum der Zellhaut nur durch Intussusception vor sich gehen kann. Steht es aber einmal fest, dass bei dem Flächenwachsthum einer Zellhautschicht neue Molecüle zwischen die schon vorhandenen eingeschaltet werden, so ist es schon desshalb wahrscheinlich, dass auch eine Einschiebung in radialer Richtung erfolgen kann, dass die concentrisch um einander gelegten Molecularschalen einer sichtbaren Schicht sich vermehren, also die Schicht sich verdicken kann. Für einige der Beobachtung leichter zugängliche Beispiele zeigte Nägeli nun durch Messungen, dass auch eine Verdickung der Zellhaut stattfindet unter Umständen, die eine Apposition neuer Schichten einfach ausschliessen. So fand er, dass bei Gloeocapsa und Gloeocystis nicht nur die Zellhäute der eingeschlossenen Tochterzellen, wo sie noch mit dem Primordialschlauch in Berührung sind, fortwachsen, sondern auch die gemeinsamen Hüllschichten der Zellfamilie, die keinen Protoplasmakörper unmittelbar berühren, wachsen noch in die Dicke und im Umfang, wobei sie ihr Volumen (z. B. bei Gloeocapsa nigrescens) von 830 endlich auf 10209 Cubikmikromillimeter vermehren können. Bei Gloeocapsa rubicunda besteht die Haut der primären Zelle (Hülle der Zellfamilie) aus einer äusseren farblosen und einer inneren rothen Schicht; die Häute folgender Zellgenerationen sind roth; die farblose verdickt sich nach und nach von 2,5 Mikromill. auf 15,5 Mikromillimeter, also um das Sechsfache; die rothe Hautmasse, bestehend aus der inneren Schicht der primären Blase und der folgenden Zellgenerationen, von 1,5 auf 4 Mikromillimeter. Dabei wächst das Volum der farblosen Hülle von 459 auf 100367, das Volumen des gefärbten Theils (mit Ausschluss der Zellenlumina) von 60 auf 12655 Cubikmikromillimeter. — Endlich führt Nägeli eine von Caulerpa hergenommene Beobachtung dafür an, dass die Schichten der Zellhaut und der bei dieser Pflanze vorkommenden Zellstoffbalken im Inneren der Zelle nicht durch Apposition jüngerer Schichten auf ältere zu erklären sind. Die Fasern, welche das Lumen durchsetzen, entstehen zu einer Zeit, wo die Zellwand noch sehr dünn ist, und sind selbst anfangs unmessbar dünn; sie wachsen gleichzeitig mit der Haut in Dicke, wobei an beiden Schichtenbildung auftritt. Im vollkommen entwickelten Zustand durchsetzen die Fasern (Querbalken) die Zellhautschichten ihrer ganzen Dicke nach bis hinaus an die Extracellularsubstanz (cuticularisirte Schicht?). Dabei, und hierauf kommt es an, zeigt die Faser an der Stelle, wo sie von innen her in die Zellhaut eintritt, bis zu der



äusseren Grenze die gleiche Dicke; bei dem angedeuteten Entwickelungsverhältniss ist dies mit der Schichtenauflagerung unverträglich; würde Zellhaut und Faser sich so verdicken, so müsste sich die letztere nach aussen hin auskeilen und spitz werden; ihr Wachsthum muss also, wenigstens soweit sie in der Haut steckt, durch Intussusception erfolgen.

Das Wachsthum durch Intussusception[1]) braucht, wie Nägeli hervorhebt, ebenso wie das der Stärkekörner, nicht an allen Puncten gleichförmig zu sein; es können unter Umständen die inneren, mittleren, äusseren Schichten einer Haut schneller wachsen; es können einzelne Stellen stärker ernährt werden: findet dies auf der inneren Seite statt, so entstehen die »Verdickungsschichten« mit den Porenbildungen, die Spiralfasern oder sonstige vorspringende Theile; bei frei liegenden Zellen, wie denen der Desmidiaceen, Sporen, Pollenkörner, Haare sind es dagegen die äusseren Zellhautschichten, welche stärker ernährt werden und so Stacheln, Warzen u. dergl. nach aussen hin produciren.

Bei Gelegenheit seiner ersten Untersuchungen über die Streifungen der Zellhaut (1862) kam Nägeli noch einmal, wenn auch nur andeutungsweise, auf das Wachsthum durch Intussusception zurück[2]). Er spricht es dort, gestützt auf seine neueren, noch nicht mitgetheilten Beobachtungen, weit sicherer als früher aus, dass die Schichtung der Zellhaut, so wie die der Stärkekörner, nur durch Differenzirung im Inneren der schon vorhandenen Substanz entsteht, und dass die Streifungen der Zellhaut (§ 111) einer ähnlichen Differenzirung ihre Entstehung verdanken. »Wie bei dem Dickenwachsthum junge weiche Schichten, so werden bei dem Flächenwachsthum junge weiche Streifen eingelagert. Da aber das Flächenwachsthum eine Vergrösserung in zwei Richtungen in sich schliesst, so müssen auch die Streifungen in zwei Richtungen verlaufen.« Es sei begreiflich, fährt er fort, dass Schichtung und Streifung um so deutlicher hervortreten, je rascher das entsprechende Dicken- und Flächenwachsthum erfolgt ist. So wie die Schichten am markirtesten in den grossen Stärkekörnern und dicken Zellhäuten, die in kürzester Zeit sich gebildet haben, so sei die Streifung am deutlichsten an grossen und langen Zellen.

Dass eine der Streifung entsprechende erst nachträglich in der vorher homogenen Hautschicht eintretende Differenzirung endlich bis zur Trennung der dichteren Stellen führen kann, zeigt die von Sanio und Hofmeister beschriebene Entstehung der Elateren der Equisetumsporen[3]).

Die Einlagerung neuer Molecüle in die schon vorhandenen Zellhautschichten und zwischen dieselben, wird (Nägeli, Stärkekörner. 329), wie bei den Stärkekörnern, durch zwei Verhältnisse bedingt sein; einmal durch die Anordnung der Molecüle, und dann durch die Spannungen, welche das Wachsthum selbst hervorruft. Dass die Anordnung eine regelmässige, nach den Tangenten und Radien der Zelle orientirte ist, zeigt einerseits das Verhalten der Zellhaut zum polarisirten Licht, anderseits darf es schon aus dem sichtbaren Bau derselben vermuthet werden. Dass Spannungen in den Zellhäuten vorhanden sind, ist gewiss, die Formveränderungen abgeschnittener Zellhautstücke zeigen dies; es ist aber noch nicht bekannt, in welcher Weise diese Spannungen mit der Natur der Zellhaut und ihrem Wachsthum sich ändern, wie der nach aussen gerichtete Druck des Zellsafts, die gegenseitige Pressung der Gewebezellen darauf einwirkt. Es fehlt daher noch an den nöthigsten Daten, aus denen man auf den Mechanismus der molecularen Vorgänge beim Zellhautwachsthum schliessen könnte.

---

1) Wenn der Protoplasmakörper sich, nachdem er Zellhaut ausgeschieden hat, zusammenzieht und dann eine neue Zellhautschicht auf seiner nun freien Oberfläche bildet, so ist dies selbstredend nicht mit der Schichtenbildung einer Zellhaut zu vergleichen, welche in Berührung mit dem Primordialschlauch continuirlich fortwächst. Diese und ähnliche Fälle, deren Nägeli einige genauer erörtert (Scytonemeen und Rivularieen) stehen überhaupt ausserhalb der hier uns beschäftigenden Frage.

2) Nägeli, »Bot. Mittheilungen« a. a. O. 1862. p. 187 ff.

3) Hofmeister in Jahrb. für wiss. Bot. III. p. 287.



c. Krystalloide.

§ 115. Die krystallähnlichen Gebilde, welche in den Reservestoffbehältern der Pflanzen (sehr vielen Samen, manchen Knollen u. s.w.) vorkommen, und deren Substanz neben verschiedenen Beimengungen immer eiweissartige Verbindungen als constanten Bestandtheil enthält, schlug Nägeli[1]) vor, nicht als Krystalle, sondern als Krystalloide[2]) zu bezeichnen, da sie durch sehr wesentliche Merkmale von echten Krystallen sich unterscheiden, und dafür gewisse sehr wichtige Eigenschaften mit den organisirten Gebilden (der Zellhaut, den Stärkekörnern) theilen. Obgleich den Krystallen äusserlich bis zum Verwechseln ähnlich, zeigten die genaueren Untersuchungen Nägeli's an den Krystalloiden der Paranuss, dass derselbe Winkel an ihnen schon unter gleichen äusseren Verhältnissen um 2—3° wechseln, und der Parallelismus gegenüberliegender Flächen merklich gestört werden kann. Ein weit auffallenderer Unterschied, gegenüber den echten Krystallen, den schon Cohn hervorhob, liegt aber in der Imbibitionsfähigkeit der Krystalloide und ihrem Aufquellen bei der Aufnahme gewisser gelöster Stoffe, wobei sie ihre Winkel um 15—16° ändern können (Krystalloide der Paranuss nach Nägeli) und wodurch sie den organisirten Zellentheilen gleichen. Ihre Molecüle sind demnach unter einander anders verbunden, als bei den echten Krystallen, sie können sich mit Flüssigkeit umhüllen und diese so stark anziehen, dass benachbarte Molecüle dadurch von einander entfernt werden, wie aus der Volumenzunahme hervorgeht; der echte Krystall dagegen ist undurchdringlich für Flüssigkeiten, weil die Cohäsion benachbarter Molecüle in ihm grösser ist, als deren Adhäsion zum Wasser. Die Einlagerung quellungbewirkender Flüssigkeiten bei den Krystalloiden ist ungleichförmig, daher die Aenderung der Winkel; es entstehen Spannungen der quellenden Substanz und endlich Risse; es zeigt dies, dass die Flüssigkeitsschichten, mit denen die Molecüle bei der Quellung sich umkleiden, nach verschiedenen Richtungen hin ungleich dick sind, dass die Molecüle demnach nicht kugelig sein können. Aus der Imbibitionsfähigkeit der Krystalloide und dem Umstand, dass sie innen weicher als aussen sind, folgert Nägeli, dass sie gleich den Stärkekörnern durch Intussusception, nicht durch Apposition wie Krystalle, wachsen. Die innere Substanz der grossen Krystalloide ist nicht identisch mit der kleiner und zudem ist die äussere härtere Schicht bei allen Krystalloiden derselben Art (Paranuss) gleichmässig nur einmal vorhanden; wüchsen sie durch Auflagerung, so müssten sich an älteren Exemplaren zahlreiche solche früher aussen liegende härtere

---

1) Nägeli, »Botanische Mittheilungen.« Sitzungsber. d. k. bayer. Akad. d. Wiss. 1862. p. 233.

2) Hartig, der Entdecker dieser Gebilde, hatte sie schon in seiner Arbeit: Botan. Zeitg. 1856. p. 262 so genannt; indessen wie es scheint, brauchte er das Wort nur als Synonym für Krystalle; ohne die wesentlichen Unterschiede jener von diesen anzugeben. Die nun gangbar gewordene Bezeichnung »Proteinkrystalle« sollte man ein- für allemal aufgeben; dass es keine Krystalle sind, ist durch die im Obigen enthaltenen Angaben bewiesen; und dass ihre Substanz kein Protein ist, liegt auf der Hand, sobald man weiss, dass es überhaupt kein Protein giebt, und dass die Substanz der Krystalloide nicht aus einem, sondern aus verschiedenen Stoffen besteht. Von proteinartigen Stoffen zu reden ist aber nicht logisch, da das nicht existirende Protein nicht der Typus einer Stoffgruppe, sondern eine Art Radical derselben sein sollte; es müsste also wenigstens heissen »proteinhaltige« Stoffe.

Schichten im Inneren auch vorfinden. Nägeli neigt sogar zu der Annahme hin, dass sie aus kugeligen Jugendzuständen hervorgehen. Die Unterschiede zwischen den Krystalloiden und den Stärkekörnern, mit denen sie in ihrem Verhalten zu Quellungs- und Lösungsmitteln trotz ihrer Krystallform sehr viel Aehnliches haben, lassen sich nach Nägeli wohl darauf zurückführen, dass bei den Stärkekörnern die innere Organisation durch ein Centrum bedingt wird, bei den Krystalloiden nicht, dass hier die Molecularschichten nicht concentrisch, sondern eben sind. Da nun der concentrische Bau der Stärkekörner beim Wachsthum nothwendig Spannungen der Molecularschichten bewirkt, und da diese ihrerseits zur Bildung dichter und weicher Schichten führen, so wird es nach Nägeli begreiflich, dass beides den Krystalloiden fehlt.

Mit den Stärkekörnern und Zellhäuten stimmen wenigstens die von Nägeli untersuchten Krystalloide noch besonders darin überein, dass sie aus wenigstens zwei innig gemengten Substanzen von verschiedener Löslichkeit bestehen und zwar so, dass nach der Extraction der löslicheren die andere als ein Skelet zurückbleibt, welches Form und Grösse des Ganzen noch bewahrt und durch seine Substanzarmuth (geringere Dichte) von ihm sich unterscheidet.

Gestützt auf diese Uebereinstimmung der Krystalloide mit den Stärkekörnern und der Zellhaut schliesst nun Nägeli, dass auch ihre Molecularconstitution eine ähnliche sei; dass sie aus unsichtbar kleinen krystallähnlichen Molecülen bestehen, von denen jedes aus einer grossen Zahl zusammengesetzter »Atome« besteht; diese Molecüle berühren sich (d. h. sie liegen ohne eine ponderable Zwischensubstanz neben einander) im trockenen Zustande, im befeuchteten aber umgiebt sich jedes mit einer Wasserhülle. Die Wirkungen der Krystalloide auf das polarisirte Licht unterstützen nach ihm diese Annahme. Die Wirkung aller organisirten Gebilde auf dieses sei im Vergleich mit den Krystallen nur schwach und so sei es auch bei den Krystalloiden.

Ich habe die Ansichten Nägeli's hier als maassgebend in den Vordergrund gestellt, nicht nur weil seine Beobachtungen die neuesten sind, sondern deshalb, weil seine Behandlung dieses Thema's die am meisten kritische ist, und weil Nägeli's Arbeit sich nicht blos mit Beobachtungen überhaupt begnügt, sondern direct auf die Einsicht in das Innere der Molecularstructur ausgeht.

α) Dass in der Substanz der Krystalloide eiweissartige Verbindungen wesentliche, niemals fehlende Bestandtheile sind, darin stimmen sämmtliche Beobachter (Hartig, Radlkofer, Maschke, Holle, Cohn, Nägeli) überein: die Färbung mit Iod (gelb bis braun), die Aufsammlung gelösten Carmins, die Annahme der Xanthoproteinfärbung bei Behandlung mit Salpetersäure und dann mit Kali oder Ammoniak, die Färbung mit dem Millon'schen Reagens, mit Schwefelsäure und Zucker, mit Salzsäure, die Löslichkeit in Alkalien, vor Allem aber die Gerinnbarkeit und die daraus hervorgehende Resistenz gegen schwächere Lösungsmittel, liefern den Beweis dafür, dass eiweissartige Substanzen in den Krystalloiden nicht nur vorhanden sind, sondern auch, dass sie die Reaction des Ganzen überwiegend bestimmen. Maschke[1]) unternahm eine ausführliche chemische Analyse der Krystalloide der Paranuss und kam zu dem Resultat, dass sie aus Casein in Verbindung mit einer noch unbestimmten Säure bestehen, die ihre Löslichkeit in warmem Wasser bedingt. Die in Wasser von 40—50° C. gelösten Krystalloide bilden sich nach Maschke bei langsamem Abdampfen

1) Maschke, »Ueber den Bau und die Bestandtheile der Kleberbläschen in Bertholletia etc.« Bot. Zeitg. 1859. p. 441.

der Lösung wieder und sind anfangs weich und klebrig, nach Behandlung mit Alkohol erhärtet und coagulirt. — Die Zusammensetzung der Krystalloide (aus wenigstens zwei verschieden löslichen Verbindungen, derart, dass die minder lösliche als Skelet zurückbleibt) wurde von Nägeli (a. a. O.) entdeckt. Die Krystalloide der Paranuss, welche gleichzeitig einer schwachen Säure und concentrirter Glycerinlösung ausgesetzt sind, zeigen (Nägeli, a. a. O. p. 231) eine von aussen nach innen fortschreitende Veränderung, so, dass die bereits durchdrungenen Schichten heller, minder lichtbrechend werden, bis zuletzt das Krystalloid in seiner ganzen Masse so erscheint. Meist zerfällt es dabei in Bruchstücke. Der zurückbleibende Körper ist sehr zart und hat die ursprüngliche Grösse und Form des Krystalloids, eine Quellung findet hierbei nicht statt: Kanten und Ecken sind oft noch ganz scharf, jene jedoch zuweilen verborgen. Iod färbt dieses Skelet gelb; Nägeli schätzt die Masse desselben auf $^1/_{10}$ der Gesammtmasse des Krystalloids. Auch bei den als Farbstoffträger dienenden Krystalloiden der Früchte von Solanum americanum bleibt nach Extraction mit Alkohol, Aether, Säuren (Nägeli, a. a. O. p. 248) ein äusserst zartes, substanzarmes Skelet von eiweissartiger Natur zurück. Die extrahirte Substanz besteht jedoch nicht blos aus dem Farbstoff, sondern noch aus einem anderen, nicht imbibitionsfähigen Stoff.

Die chemische Analyse wird sich also bestreben müssen, die verschiedenen Bestandtheile der Krystalloide zu sondern und gesondert näher zu charakterisiren; da die verschiedenen Krystalloide wahrscheinlich verschiedene Mengungsverhältnisse der sie zusammensetzenden Stoffe darbieten, so werden sie auch gegen Reagentien, zumal gegen die schwächer wirkenden, sich verschieden verhalten, und so ist es wirklich, wie die Vergleichung der Angaben der Beobachter zeigt; es hat daher auch noch kein allgemeines Interesse, die betreffenden Angaben hier im Einzelnen aufzunehmen.

β) Die für die Molecularstructur der Krystalloide wichtige Eigenschaft, innerlich eine weichere, daher auch leichter lösliche Substanz zu haben als aussen, wird nicht nur von Nägeli für die der Paranuss angegeben, sondern auch Cohn's an den Krystalloiden der Kartoffelknolle gemachten Reactionen beweisen dies.

γ) Quellungsmittel (verdünnte Kalilösung, Ammoniak, Essigsäure u. a.) lassen die Krystalloide aufquellen, bis auf das Doppelte ihres früheren Durchmessers (Radlkofer Krystalloide von Lathraea, Nägeli die der Paranuss); auch die der Kartoffel sind quellungsfähig (Cohn), ebenso die von Ricinus und von Sparganium ramosum (Radlkofer); wahrscheinlich verhalten sich alle Krystalloide so.

δ) Die Form der Krystalloide ist, wie schon erwähnt, der der echten Krystalle, abgesehen von der Inconstanz der Winkel, täuschend ähnlich. Bei verschiedenen Pflanzen ist die Form verschieden, bei derselben Art kommen gewöhnlich verschiedene Ableitungen derselben Grundform vor: Die von Bertholletia excelsa machen den Eindruck von Rhomboëdern und davon abgeleiteten Formen, nach Nägeli's sorgfältiger Bestimmung gehören sie jedoch nicht dem hexagonalen, sondern dem klinorhombischen Systeme an. Die Krystalloide aus den Aleuronkörnern des Samens von Ricinus zeigen octaëdrische und tetraedrische (noch nicht krystallographisch genauer bestimmte) Formen, die von Sparganium ramosum sehen rhomboëdrisch aus und sollen nach Radlkofer wirklich dem hexagonalen System angehören; die von Lathraea squamaria sind nach demselben Autor Plättchen von quadratischer oder rectangulärer Form, auch rhombische und trapezoidische kommen vor, es lässt sich nicht bestimmen, ob sie wirklich dem quadratischen oder dem rhombischen System angehören, doch sei letzteres wahrscheinlicher; die von Cohn in den Kartoffelknollen entdeckten sehen Würfeln täuschend ähnlich. Die farbstoffhaltigen Krystalloide der Frucht von Solanum americanum sind nach Nägeli Tafeln, welche als verkürzte rhombische Säulen zu betrachten sind. Sie lagern sich in verschiedener Art, flächenförmig oder in Drusen zusammen.

ε) Die Zerklüftung nach bestimmten Richtungen, welche auf eine regelmässige, flächenförmige Anordnung der Molecüle schliessen lässt, wurde an verschiedenen Krystalloiden beobachtet. Auf Einwirkung von Wasser zerfallen die Würfel der Kartoffelknolle in vier kleinere oder in zwei Tafeln; die Zerklüftung der Paranusskrystalloide wurde von



Nägeli unter verschiedenen Umständen beobachtet; die des Samens von Sparganium ramosum zeigen mit Wasser oder Ammoniak eine Streifung (Radlkofer), d. h. nach seiner Zeichnung wohl eine Zerklüftung; kaltes Ammoniak zerklüftet die unveränderten Krystalloide von Ricinus (Radlkofer).

ζ) Die Wirkung auf polarisirtes Licht (Doppelbrechung) wurde beobachtet an den Krystalloiden der Paranuss (Maschke), denen von Lathraea squamaria (Radlkofer). Dagegen wirken die Farbstoffkrystalloide von Solanum americanum nach Nägeli nicht auf polarisirtes Licht. Nach Marbach und Cohn sollen die Würfel der Kartoffelknolle auf einem Glimmerblättchen, welches Roth I. Ordnung giebt, blaue oder gelbe Färbung zeigen. — Die mit Alkohol behandelten Krystalloide der Paranuss behalten nach Maschke und Radlkofer ihre Doppelbrechung, die in Alkohol geronnenen oder gekochten von Lathraea verlieren ihre Doppelbrechung (Radlkofer), was auf eine Zerstörung der krystallinischen Molecüle schliessen lässt.

Ausser den schon genannten Arbeiten Nägeli's und Hartig's sind die obigen Angaben folgenden Abhandlungen entnommen: L. Radlkofer: Ueber die Krystalle proteinartiger Körper pflanzlichen und thierischen Ursprungs. Leipzig 1859 (er entdeckte die Krystalloide in den Zellkernen von Lathraea squamaria); Maschke: Ueber den Bau und die Bestandtheile der Kleberbläschen u. s. w. Botan. Zeitg. 1859. p. 409 ff.; Cohn: Ueber Proteinkrystalle in den Kartoffeln (von ihm entdeckt, sie finden sich nur in manchen Kartoffelknollen, und zwar im Parenchym unterhalb der Schale) in dem 37. Jahresbericht der schlesischen Gesellschaft f. vaterl. Cultur. 1858. Breslau.

Ueber die Molecularstructur der nicht krystalloidischen Aleuronkörner lässt sich gegenwärtig nichts von Belang beibringen, da selbst die gröbere Anatomie derselben und ihre chemische Natur noch wenig erforscht ist; der Gegenstand gehört noch gänzlich in das Gebiet der mikroskopischen Anatomie, an eine physikalische Behandlung wie sie Nägeli den Stärkekörnern, Zellhäuten und Krystalloiden hat angedeihen lassen, ist hier noch kaum zu denken[1].

d. Protoplasma
(nebst Bemerkungen über Chlorophyll und Zellkern).

§ 116. Molecularstructur[2]. Es giebt meines Wissens keine Thatsache, die sich der Annahme entgegenstellt, dass die Zusammenlagerung von Substanz und Wasser auch bei den protoplasmatischen Gebilden nach dem Schema stattfindet, welches Nägeli für die Stärkekörner, Zellhäute und Krystalloide mit so vielem Scharfsinn aufgestellt hat. Die Vorstellung, dass die organische Substanz des Protoplasmas und Chlorophylls, in welcher eiweissartige Verbindungen niemals fehlen, in Gestalt isolirter Molecüle vorhanden ist, die an sich undurchdringlich, bei der Imbibition des Aggregats sich mit Wasserhüllen umgaben, mit deren zunehmender Mächtigkeit die Molecüle selbst auseinandergedrängt wer-

---

1) Hartig, Entwickelungsgeschichte des Pflanzenkeims, dessen Stoffbildung und Stoffwandlung. Leipzig 1858. — A. Trécul: Notes sur les cristaux organisés et vivants: Comptes rendus. T. 47. 1858. p. 235. — Holle in: Neues Jahrbuch für Pharmacie von Walz und Winkler. 1858. X. Heft 1 und 1859. XI. Heft 6. — Einiges findet sich auch bei A. Gris: Recherches anat. et physiol. sur la germination. Paris 1864. — J. Sachs, Keimung des Samens von Allium Cepa. Bot. Zeitg. 1863. p. 57.

2) Ueber die chemischen Verhältnisse vergleiche die Abhandlung »Stoffmetamorphosen.«

den, ist auch hier geeignet Rechenschaft davon zu geben, warum mit der Zunahme des Imbibitionswassers nicht nur das Volumen sich vergrössert, sondern auch die Cohäsion sich vermindert, warum ferner bei grossem Wasserreichthum die Substanztheilchen sehr verschiebbar werden und zwar in dem Grade, dass das wasserreichste Protoplasma manche Eigenschaften einer Flüssigkeit annimmt, obgleich es bestimmt nicht als eine solche betrachtet werden darf. Die Fähigkeit des selbst sehr wasserreichen Protoplasmas, sich selbst überlassen, durch innere Kräfte getrieben, seine äusseren Umrisse zu ändern, sich innerlich zu differenziren, ist unverträglich mit dem Wesen einer echten Flüssigkeit; denn diese Fähigkeit beruht offenbar darauf, dass die kleinsten Theile der Substanz nach verschiedenen Richtungen hin verschiedene Kräfte geltend machen, während genau das Gegentheil von einer Flüssigkeit gilt. Zudem finden sich vom wasserärmsten, fast starren Protoplasma, welches Niemand für flüssig halten wird, bis zum wasserreichsten, scheinbar flüssigen, alle denkbaren Uebergänge, was zu der Folgerung berechtigt, es werde auch die Molecularstructur, selbst in den extremsten Fällen, eine wenn auch nicht identische, doch analoge sein. Wäre das Protoplasma eine Flüssigkeit, so müsste es eine Lösung sein, und in diesem Falle hätte man eine Lösung von unerklärlichen Eigenschaften: diese wässerige Lösung wäre scharf abgegrenzt gegen das Wasser des Zellsafts oder gegen das umgebende Wasser bei nackten Protoplasmakörpern, was nicht wohl denkbar ist; diese wässerige Lösung hätte ferner die Eigenschaft, in einem gewissen (lebenden) Zustande das Eindringen wässeriger Farbstofflösungen zu hindern, in einem anderen (todten) Zustande, es zu gestatten. Ebenso ist die Vacuolenbildung unverträglich mit dem Charakter einer Flüssigkeit, da sie Cohäsionsverhältnisse in der Substanz voraussetzt, welche der allseitig gleichen Verschiebbarkeit eines Liquidums widersprechen. Wenn das wasserreiche Protoplasma trotzdem einer Flüssigkeit darin gleicht, dass es unter dem allseitig gleichen Druck des Wassers runde Tropfen bildet, oder in Berührung mit einem festen Körper wie eine zähe Flüssigkeit sich verhält, so erscheinen diese Eigenschaften erklärlich, wenn man bedenkt, dass die durch Wasserhüllen getrennten Molecüle zu weit von einander entfernt sind, um eine hinreichende Cohäsion zu haben, vermöge deren sie einem äusseren Druck einen kräftigen Widerstand entgegensetzen könnten. Die auf geringer Cohäsion beruhende Verschiebbarkeit ist noch nicht hinreichend, das Protoplasma als Flüssigkeit (Lösung) zu definiren, weil die Verschiebbarkeit nach verschiedenen Richtungen hin eine sehr verschiedene und in der Zeit wechselnde ist (Protoplasmaströmung der Myxomyceten, Zelltheilung, Entstehung der Chlorophyllkörner). — Dass nun anderseits die Molecularstructur auch nicht so zu verstehen ist, als ob die organische Substanz ein schwammartiges Gerüst bildete, in dessen Poren das Wasser bei der Imbibition eindringt, wird durch die enorme Verschiebbarkeit der Substanztheile des Protoplasmas und Chlorophylls dargethan. — Es bleibt daher nur die oben genannte Annahme als wahrscheinlich übrig, dass die Protoplasmagebilde aus isolirten, durch mehr oder minder dicke Wasserhüllen getrennten Molecülen bestehen.

Ueber die Form der Molecüle lässt sich wenig Bestimmtes erschliessen, da es an entscheidenden Beobachtungen fehlt; doch scheint es zunächst gewiss, dass sie nicht sphärisch sind; hätten sie diese Form, so müssten ihre Anziehun-



gen sowohl zum Wasser als zu ihren Nachbarmolecülen nach allen Richtungen hin gleich sein; nun zeigt aber die äussere Form des Chlorophylls, des Protoplasmas und Zellkerns, dass das Wachsthum derselben, welches unzweifelhaft durch Intussusception stattfindet, nach verschiedenen Richtungen hin von verschiedenen Kräften abhängt, deren Zustandekommen bei sphärischen Molecülen unerklärlich scheint. Das polarisirte Licht hat bisher keinen Aufschluss über die etwaige krystallinische Form der Substanzmolecüle gewährt, vielleicht nur deshalb, weil man noch nicht mit der nöthigen Sorgfalt alle Mittel der Beobachtung erschöpft hat. Aber selbst wenn es sich bei tiefer eindringenden Untersuchungen bestätigen sollte, dass Protoplasma, Chlorophyll und Zellkern wirklich keine Wirkung auf den polarisirten Strahl erkennen lassen, so wäre damit die krystallinische Form der Substanzmolecüle noch nicht widerlegt; sie könnten ja dem regulären System angehören, oder wenn sie doppelbrechend sind, so gelagert sein, dass keine merkliche Gesammtwirkung für den Beobachter zu Stande kommt.

Die Cohäsionsverschiedenheiten innerhalb eines wohl umgrenzten Protoplasmagebildes erreichen, wie es scheint, niemals so grosse Werthe, wie bei den Stärkekörnern und Zellhäuten, vielleicht deshalb, weil das Maximum der Cohäsion an sich schon einen geringen Werth hat. Dennoch darf man aus manchen Vorkommnissen schliessen, dass die Cohäsion dieser Gebilde von aussen nach innen abnimmt, während dem entsprechend der Wassergehalt nach innen zunimmt, und zwar kann je nach Umständen ein bestimmtes Minimum der Cohäsion im Inneren, oder verschiedene Minima derselben vorhanden sein; ich schliesse dies aus dem Auftreten der Vacuolen, die offenbar an den Orten geringster Cohäsion sich bilden, sowie aus dem wechselnden Auftreten der Strömung in den Plasmodien.

α) Die dem flüssigen Zustand ähnliche Verschiebbarkeit der Substanz wird beobachtet bei der Tropfenbildung des Protoplasmas, wenn man dasselbe (mit Chlorophyllkörnern vermengt) aus einem durchschnittenen Vaucheriaschlauch in Wasser austreten lässt, ferner bei dem Zerreissen der aus engen Oeffnungen austretenden Schwärmsporen[1]), ebenso bei der Vereinigung der Protoplasmainhalte bei der Zygosporenbildung der Conjugaten[2]). Auch das grüne Protoplasma, aus welchem die Chlorophyllbänder der Spirogyren bestehen, zieht sich bei Verletzung derselben nicht selten in Kugeln zusammen[3]).

β) Die Dehnbarkeit des lebenden Protoplasmas zeigt sich, wenn man saftige Zellen in wasserentziehende indifferente Flüssigkeiten, z. B. Zuckerlösung, Glycerin bringt; diese entziehn dem Zellsaft Wasser und der Volumenverminderung des Letzteren entsprechend, zieht sich der Protoplasmaschlauch zusammen, ohne Falten zu zeigen, indem er sich von der Zellhaut ablöst. Die Oberfläche des Schlauchs kann sich nach Nägeli in dieser Weise bis auf $^1/_{11}$—$^1/_{25}$ seiner ursprünglichen Flächenausdehnung reduciren[4]) und dann durch Endosmose von Wasser die frühere Grösse wieder gewinnen. Bei den Haarzellen der Staubfäden von Tradescantia ist diese Zusammenziehung in der Längsrichtung energischer als im Umfang des Querschnitts: der Schlauch löst sich gewöhnlich von den Querwänden weit ab, bevor er die Längswand verlässt. Sehr wahrscheinlich ist die Flächenabnahme des Protoplasmaschlauchs

---

1) Nägeli, Pflanzenphys. Unters. I. Tafel I. 10 B.
2) De Bary, Unters. über die Familie der Conjugaten. Leipzig 1858.
3) Nägeli, a. a. O. p. 11.
4) Nägeli, Pflanzenphysiol. Unters. Heft I. 2.

mit Wasseraustritt aus seiner eigenen Substanz verbunden, worüber es noch an Beobachtungen fehlt.

γ) Auch über die Imbibition und Quellung der Protoplasmagebilde ist Genaueres nicht bekannt.

δ) Einige Einsicht in die Verhältnisse der Cohäsion und Imbibition gestattet die Vacuolenbildung, die am genauesten an dem grünen Protoplasma (Chlorophyll) beobachtet wurde. H. v. Mohl, der sie zuerst genauer beobachtete, beschreibt sie folgendermaassen[1]: Die Chlorophyllbänder der Spirogyra erleiden höchst auffallende Veränderungen, wenn man die Zelle unter Wasser durchschneidet; sie schwellen in Berührung mit dem Wasser auf und zeigen an kürzeren oder längeren Strecken unregelmässige Auftreibungen, welche kugelig, eiförmig oder gewunden sein können. Anfangs sind dieselben gleichförmig grün, später brechen aus ihnen eine oder mehrere ungefärbte Blasen hervor, welche von einer homogenen schleimigen Substanz umschlossen sind. Dieselben entstehen nicht dadurch, dass sich etwa eine Haut von der Oberfläche abhöbe, sie brechen vielmehr unzweifelhaft aus dem Inneren hervor und schieben die grüne Substanz zur Seite; zuweilen verwandeln sich kürzere oder längere Stücke der Bänder in Blasen. H. v. Mohl zieht daraus die Folgerung, dass die Substanz des Bandes nicht homogen ist, sondern dass der innere Theil das Wasser stärker anzieht. Ganz ähnlich sind die Veränderungen, welche die Berührung des Wassers in der Chlorophyllmasse von Anthoceros laevis bewirkt; sie schwillt (p. 107 a. a. O.) unter Verkürzung ihrer strahlenförmigen Fortsätze zu einer unregelmässig gerundeten Form an, dann bilden sich im Inneren 1—2 grosse Blasen, welche durch die äussere grüne Schicht durchbrechen, oder es entstehen zahlreiche kleine Vacuolen, die der grünen Substanz ein schaumiges Aussehen verleihen. — Bei den wandständigen Chlorophyllkörnern (p. 109 a. a. O.) bewirkt der Wasserzutritt ein blasenartiges Anschwellen, es bilden sich eine oder mehrere Vacuolen, welche die grüne Substanz später durchbrechen. Bei Ceratphyllum demersum werden die Chlorophyllkörner dagegen durch Wasser nicht oder unbedeutend alterirt. Diese Erscheinungen dürften sich folgendermaassen erklären lassen: Die Chlorophyllsubstanz ist mit einer Lösung durchtränkt, welche im Inneren reichlicher vorhanden ist, als in den peripherischen Molecularschichten. Die imbibirte Lösung steht in der lebenden Zelle mit dem umspülenden Zellsaft im endosmotischen Gleichgewicht; so bald die Chlorophyllmasse aber mit Wasser in Berührung kommt, ist dieses Gleichgewicht gestört; die concentrirtere Flüssigkeit zieht das Wasser an und zieht es in die Molecularinterstitien der Substanz hinein; da die Letztere im Inneren mehr Flüssigkeit enthält, so wird hier die Wasseranziehung stärker, zugleich ist aber aus demselben Grunde die Cohäsion im Inneren geringer; die endosmotische Anziehung der zwischen den Molecülen enthaltenen Lösung zum eintretenden Wasser ist hier endlich gross genug, die Cohäsion der Molecüle zu überwinden, es erfolgt ein Riss im Inneren, der sich nun mit der in den umliegenden Molecularinterstitien enthaltenen Lösung füllt, die hier zusammenfliesst. Sobald dies geschehen ist, gleicht das Ganze einer Blase, welche aus einer diosmotischen Haut besteht und im Inneren eine concentrirtere Flüssigkeit enthält als die der Umgebung ist. Die anfangs sehr kleine Unterbrechungsstelle nimmt durch Endosmose immer mehr Wasser auf und schwillt die umgebende Masse ausdehnend an. Es scheint nun, dass die Chlorophyllsubstanz aus zweierlei Substanzen zusammengesetzt ist, nämlich einer wenig dehnbaren, die mit dem grünen Farbstoff innig verbunden ist, und einer mehr schleimigen farblosen, welche sich um die wachsende Vacuole legt und ausgedehnt wird, während die andere unregelmässig durchbrochen und bei Seite geschoben wird; beide Substanzen sind vor der Vacuolenbildung innig und an allen Puncten vereinigt. Diesen Eindruck macht mir wenigstens die Vacuolenbildung bei den (stärkefreien) Chlorophyllkörnern von Allium Cepa. — Nach Nägeli[2]) genügt bei Spirogyra orthospira ein stärkerer Druck auf die Zelle, der dieselbe indessen nicht verletzt, um die Chlorohhyllbän-

1) Mohl: Botan. Zeitg. 1855. p. 97.
2) a. a. O. p. 11.



der von dem Protoplasmaschlauch abzulösen und zuweilen zerfallen sie dabei in Kugeln, die sich schliesslich in Blasen verwandeln.

Die jüngsten Gewebezellen an den Wurzelspitzen und Stammknospen sind anfangs mit einem soliden Protoplasmakörper erfüllt, in dessen Mitte der Kern liegt; die Bildung des Saftraums erfolgt erst nachträglich nach Art der Vacuolen, es treten erst kleine, dann immer grösser werdende Safttropfen im Inneren des soliden Protoplasmakörpers auf[1]; sie fliessen endlich zusammen und bilden so den Saftraum der Zelle, während das Protoplasma nun einen jenen umhüllenden, der Zellhaut anliegenden Sack darstellt[2]. Noch deutlicher sind diese Vorgänge in den Zellen der Hyphomyceten, in denen des Strunkes verschiedener Agarici (wenn man die Zellenfäden in Wasser liegen lässt), in Haaren u. s. w. zu beobachten. Es ist wohl nicht zweifelhaft, dass dieser mit dem Wachsthum der Zellen so innig verbundene Vorgang der Vacuolenbildung hier auf ganz ähnlichen Verhältnissen beruht[3], wie bei den Chlorophyllmassen; dass nämlich zwischen den Molecülen des anfangs soliden Protoplasmas sich eine Lösung organischer Stoffe befindet oder vielleicht durch das Protoplasma erst erzeugt wird, die nun endosmotisch auf die umgebende Flüssigkeit wirkt, und sie in die Molecularinterstitien hineinzieht; das Volumen der Interstitialflüssigkeit nimmt zu, die eingesogene Flüssigkeit drängt die Molecüle mehr und mehr auseinander, bis endlich an den Stellen der geringsten Cohäsion (im Inneren) diese durch die endosmotische Anziehung überwunden wird und innere Risse entstehen, die sich mit der gespannten Interstitialflüssigkeit füllen; der anfangs unsichtbar kleine Tropfen vergrössert sich durch Endosmose und rundet sich mehr oder weniger ab.

ε) Eine der merkwürdigsten, leider noch völlig unerklärten Erscheinungen an den Protoplasmagebilden ist die plötzliche oder langsame Veränderung ihres Molecularzustands, wenn sie gewissen chemischen Kräften, zu hoher Temperatur, heftigen Schwankungen derselben um den Eispunct, starken elektrischen Eingriffen ausgesetzt werden. Die vorher, weiche geschmeidige, verschiebbare Substanz wird fester und starrer und behält diese Eigenschaften; die Diffusionskräfte erleiden eine auffallende Veränderung: gelöste Stoffe, welche vorher in die Substanz nicht eindringen konnten, werden jetzt nicht nur mit Leichtigkeit aufgenommen, sondern sogar mit weit grösserer Kraft als das Lösungsmittel festgehalten. Es ist selbstredend nichts damit gewonnen, wenn man diesen Zustand als Gerinnung bezeichnet, denn einerseits ist es nicht gewiss, ob der Vorgang mit der Gerinnung des gelösten Eiweisses (das Protoplasma ist ja keine Lösung) überhaupt vergleichbar ist, und anderseits ist durch eine solche Vergleichung, selbst wenn sie statthaft erscheint, nichts erklärt, da man von den Vorgängen im Inneren einer gerinnenden Eiweisslösung auch noch keine klare Vorstellung hat. Es scheint daher vorläufig besser, die beiden Molecularzustände, unter denen uns die Protoplasmagebilde erscheinen, einfach als den lebenden und todten zu unterscheiden. — Die Tödtung des Protoplasmas durch gewisse Wirkungen der Wärme und Elektricität, wurde schon in den Abhandlungen II und III beschrieben[4]; hier aber sind noch einige Angaben über die Wirkung verschiedener Mittel nachzutragen. Die auffallende Thatsache, dass das lebende Protoplasma keinen Farbstoff aufnimmt, während es denselben nach der Tödtung aufsammelt, wurde von Nägeli entdeckt[5]. Wo im Zellsaft blauer oder rother Farbstoff aufgelöst ist, da bleibt das in beständiger Berührung damit befindliche Protoplasma sammt dem Zellkern völlig farblos; dies lässt sich sehr deutlich bei den gefärbten Filamenthaaren der Tradescantien beobachten. Lässt man nach Nägeli Schnitte von

---

1) Dieser Vorgang ist ausserordentlich deutlich in den Spitzen dickerer Knotenwurzeln und in den ersten Blattscheiden der Keimpflanze von Zea Mais zu verfolgen.

2) Diese wichtige Thatsache wurde zuerst von H. von Mohl: Bot. Zeitg. 1846. p. 73 ff. beschrieben.

3) Ueber die periodisch sich ändernden Vacuolen s. weiter unten.

4) p. 59, 67, 77.

5) Nägeli, Pflanzenphysiol. Unters. I. 5 ff.

rothen oder blauen Blumenblättern bei gewöhnlicher Temperatur in Wasser liegen, so diffundirt anfangs kein Farbstoff hinaus; erst bei längerem Liegen, wenn das Protoplasma abstirbt, tritt er aus. Legt man eine unverletzte Zelle mit farbigem Saft in eine farblose Zuckerlösung, so zieht sich der Schlauch durch Exosmose zusammen, die Flüssigkeit zwischen ihm und der Zellhaut bleibt aber ungefärbt: es tritt also durch den Schlauch zwar das Wasser, aber nicht der Farbstoff des Zellsaftes heraus; erst nach längerer Zeit, wenn das Protoplasma abstirbt, gestattet es dem Farbstoff den Durchtritt, der Raum zwischen Schlauch und Haut färbt sich. Wirkt mit der Zuckerlösung zugleich eine schneller tödtende Säure, so erfolgt der Austritt des Farbstoffs in kurzer Zeit. — Sobald nun der Schlauch den Farbstoff hindurch diffundiren lässt, so nimmt ihn auch seine eigene Substanz, die Protoplasmafäden, der Zellkern auf und die so eintretende Färbung ist intensiver als die der umspülenden Lösung, es findet also eine Accumulation des Farbstoffs in den todten Protoplasmagebilden statt. Die Zellhaut aber verhält sich ganz anders, sie bleibt ungefärbt und dennoch gestattet sie der Farbstofflösung jederzeit den Durchtritt, wie der folgende ebenfalls von Nägeli zuerst gemachte Versuch zeigt: Bringt man eine farblose Zelle in Zuckerlösung, die durch rothen Farbstoff von Früchten tingirt ist, so zieht sich der Schlauch zusammen, der Raum zwischen ihm und der Haut erfüllt sich mit gefärbter Lösung, welche durch die ungefärbte Haut eintritt. Später stirbt auch hier das Protoplasma ab und färbt sich. Dem Protoplasmaschlauch ähnlich verhalten sich die in den Zellen oft vorkommenden Bläschen, deren Wand aus einer protoplasmatischen Substanz besteht; sie enthalten entweder einen farbigen Saft und schwimmen in farbloser Flüssigkeit oder umgekehrt. — Ganz ähnlich ist das Verhalten gegen essigsaure Cochenilletinctur und gegen schwache Iodlösungen, in denen lebende Zellen längere Zeit ohne Färbung ihrer Protoplasmagebilde liegen können, bis diese getödtet sind, worauf sie nun den rothen Farbstoff oder das Iod einlagern. Gerbstoffhaltige Zellen erhalten sich oft längere Zeit in einer Lösung von essigsaurem Eisenoxyd, bis dann nach erfolgter Tödtung des Protoplasmaschlauchs die Reaction des Eisens auf den im Zellsaft gelösten Gerbstoff plötzlich eintritt.

§ 117. Die Bewegungen des Protoplasmas könnte man auf drei Hauptformen zurückführen, zwischen denen sich übrigens Uebergänge vorfinden. Die Bewegung besteht einmal darin, dass die Molecüle eines protoplasmatischen Individuums ihre gegenseitige Lage ändern, wobei häufig doch nicht nothwendig die Umrisse des Ganzen eine Veränderung erfahren (Bewegung durch moleculare Umlagerung). Anderseits können die Molecüle eines Individuums ihre gegenseitige Lage und Verbindung beibehalten, die äusseren Umrisse unverändert bleiben, aber das Ganze erfährt eine Lagenveränderung, die entweder in der Rotation um eine Drehungsaxe oder in einer Translocation auf gerader oder krummer Linie besteht; und beiderlei Massenbewegungen können für sich allein oder mit einander combinirt auftreten. Die letztgenannten Bewegungen finden sich bei den Schwärmzellen zahlreicher Algen und Pilze, bei den Spermatozoiden[1]) der Kryptogamen und mehr dauernd bei den Volvocinen, Oscillarien, Phormidien, Spirillen[2]). — Die Bewegung durch moleculare Umlagerung findet sich ohne Ausnahme bei allen protoplasmatischen Gebilden und zwar entweder zeitweilig oder dauernd, continuirlich oder mit Unterbrechungen. Die sehr mannichfaltigen Bewegungsformen dieser Gattung lassen sich aber mit Rücksicht auf die räumlichen Beziehungen noch einmal in zwei Hauptformen (mit

1) Dass die Spermatozoiden nackte Protoplasmaindividuen sind, gleich den Schwärmzellen wurde von Schacht bewiesen: »Die Spermatozoiden im Pflanzenreich« Braunschweig 1864.

2) Ueber diese zuletztgenannten Pflanzen s. unten § 120.



Uebergängen) eintheilen: die moleculare Umlagerung kann sich nämlich auf innerhalb der Masse liegende Centra beziehen und dahin streben, eine Anordnung der Theilchen nach radialen und tangentialen Richtungen zu bewirken: diese Bewegungsform findet statt bei der sogen. freien Zellbildung, bei der Theilung der Zellen und Chlorophyllkörner, bei dem Zerfallen eines Plasmodiums in einen Zellenhaufen (Sporenbildung), bei der Bildung wandständiger Gonidien (Hydrodictyon, Saprolegnia), dem Zerfallen des wandständigen Protoplasmas in Chlorophyllkörner.

Die andere Form der molecularen Umlagerung besteht in der sogen. Strömung des Protoplasmas, wobei eine Beziehung zu einem Centrum nicht nothwendig vorhanden ist, aber gelegentlich vorhandensein kann: die moleculare Umlagerung kann innerhalb des Protoplasmaindividuums nach einer Richtung hin sämmtliche Molecüle treffen (»Rotation«), und in diesem Falle ist die Bewegung eine continuirliche, oder die moleculare Umlagerung findet intermittirend in verschiedenen Portionen der Substanz nach verschiedenen Richtungen hin statt (Circulation).

Dieselbe Protoplasmasubstanz kann diese drei Bewegungsformen nach und nach an sich zur Geltung bringen: so wandert das Protoplasma mancher Algen und Pilze aus einem Schlauche in das Ende desselben (Bewegung durch nicht centrale Molecularumlagerung), sammelt sich hier an und zerfällt dann in mehr oder minder zahlreiche Portionen (Umlagerung der Molecüle um Centra), die nun später als Schwärmzellen den Schlauch verlassen (Massenbewegung); die Schwärmer der Myxomyceten vereinigen sich zu Plasmodien, in denen die Strömung eintritt und diese zerfallen bei Wassermangel in zahlreiche Zellen; hier folgt also auf die Massenbewegung die Strömung, auf diese die centrale Anordnung. Bei der Entwickelung der Gewebezellen lagern sich die Protoplasmamolecüle zunächst um neue Centra und nach fortgeschrittenem Wachsthum der Zellen und hinreichender Zunahme des wässerigen Zellsafts tritt die Strömung ein (Rotation oder Circulation). — Der Entwickelungsgang einer Zelle oder mehrzelliger Pflanzen hängt von dem gegenseitigen Verhältniss beider Formen der Protoplasmabewegung ab.

§ 118. **Strömung des Protoplasmas** (Lagenveränderung der Molecüle ohne Beziehung auf ein oder mehrere Centra)[1]. *a*) Zum Eintritt dieser Bewegungsform ist, wie man in Ermangelung besonderer Untersuchungen aus den bekannten Vorkommnissen schliessen darf, immer ein gewisser Wasserreichthum der Substanz nöthig: das in Circulation oder Rotation befindliche Protoplasma der Gewebezellen erscheint (optisch) weniger dicht als das der jüngeren Zellen, wo es sich noch nicht in dieser Form bewegt; ja es scheint als ob mit zunehmendem Wassergehalt des Protoplasmas die Geschwindigkeit der Strömung wüchse[2]. Es liegt die Annahme nahe, dass die durch den zunehmenden Wassergehalt verminderte Cohäsion die Verschiebung der beweglichen Molecüle erleichtert und so den bewegenden Kräften ein geringerer Widerstand entgegengesetzt wird. —

1) Dass das, was sich in den Zellen bewegt, nicht der Zellsaft, sondern das Protoplasma ist, wurde von H. v. Mohl entdeckt. Derselbe Forscher war es auch, der das Protoplasma zuerst als einen besonderen Bestandtheil der Zelle erkannte und der ihm seinen Namen gab (s. Bot. Zeitg. 1846. p. 73 und 89).

2) Cienkowsky sagt, die Bewegungen der sehr »fliessenden« Plasmodien würden mit grösserer Intensität vollzogen (Jahrb. f. wiss. Bot. III. 403).

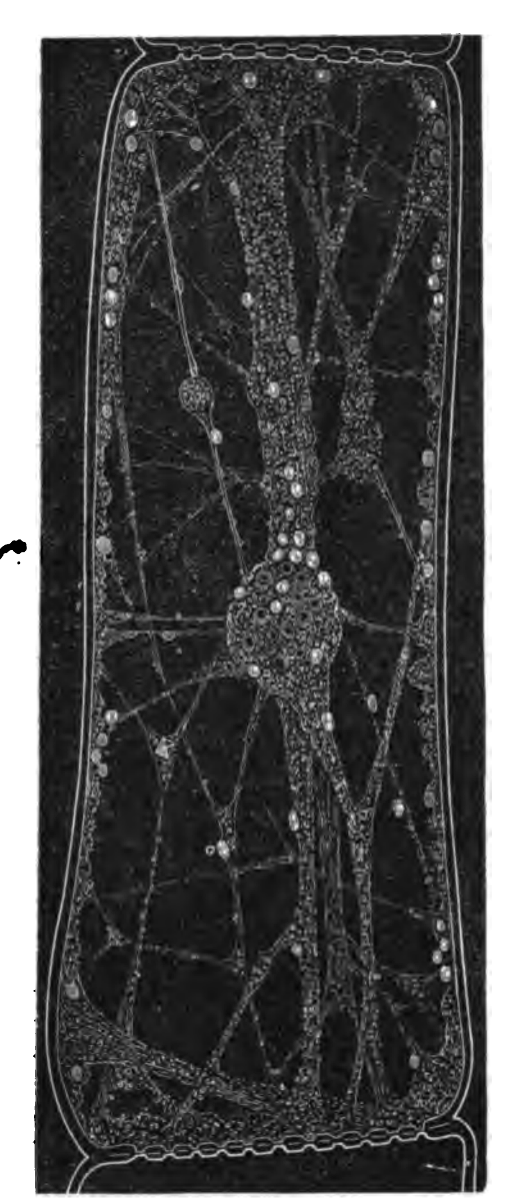


Fig. 45. Optischer Längsschnitt der mittleren Zelle eines Kürbishaares (vom Kelch einer jungen Blüthenknospe). Umrisse der Zellhaut vereinfacht (die feinen Körnchen des Protoplasmas in der Zeichnung zu grob); der centrale Klumpen, der Vacuolen enthält, umschliesst den Zellkern; die überall lebhaft bewegten Stromfäden führen (stärkehaltige) Chlorophyllkörner mit sich fort; an einer Stelle links wurde auch ein Krystall mit fortgeschwämmt.

β) Die Strömungsrichtung hat keine constante oder causale Beziehung zum Vorhandensein oder zu der Stellung des Zellkerns[1]: die Mechanik dieser Molecularbewegungen ist unabhängig vom Zellkern. Bei den Myxoplasmodien, in denen lebhafte Strömungen stattfinden, fehlen die Zellkerne; in den Zellen der Vallisneria werden dieselben als passive träge Massen mit fortgeschoben, gleich anderen körnigen Gebilden (Chlorophyllkörner); in den Filamenthaaren der Tradescantia und in vielen anderen Fällen nimmt der Kern eine seitliche Stellung ein, die ihm nicht gestattet als Centrum der Bewegung sich geltend zu machen; in manchen Fällen (Haare der Cucurbitaceen, Spirogyra) nimmt der Kern allerdings das Centrum der Zelle ein und ist von Protoplasma umhüllt, welches Ströme aussendet und aufnimmt, aber es finden sich auch Stromrichtungen, die mit diesem Centrum nichts zu thun haben (Fig. 45). — γ) Innerhalb einer Protoplasmamasse kann die Richtung der Bewegung eine allen Molecülen gemeinsame sein, wie bei der Rotation in den Zellen der Vallisneria, Charen und anderer Submersen, oder es bewegen sich verschiedene Portionen derselben Masse nach verschiedenen Richtungen, zu verschiedenen Zeiten und mit verschiedener Geschwindigkeit (Myxomycetenplasmodien und das circulirende Protoplasma der Gewebezellen und Haare). Dagegen scheint es ein allgemeines Gesetz zu sein, dass das rotirende Protoplasma dem grössten Umfang der Zelle folgt [Nägeli[2]: Charen; ebenso bei Vallisneria, den Wurzelhaaren von Hydrocharis], während das circulirende oft

1) H. v. Mohl hat dies schon Bot. Zeitg. 1846. p. 93 angedeutet.
2) Nägeli: Beiträge zur wiss. Bot. II. 62.

einen oder mehrere Hauptströme in Richtung der Längsaxe der Zelle besitzt, im Falle eine solche vorhanden ist (Cucurbitahaare); in mehr isodiametrischen Zellen sind die Stromfäden mehr symmetrisch vertheilt (junge Gewebezellen der Wurzelspitze von Zea Mais und sonst). — δ) Die bewegenden Kräfte sind unabhängig von der Zellhaut: Die Myxoplasmodien besitzen eine solche überhaupt nicht und bei Gewebezellen findet die Strömung auch dann noch statt, wenn das Protoplasma ausser Berührung mit der Zellhaut gesetzt ist: so rodirt das Protoplasma der Charen regelmässig fort, wenn es sich durch Entziehung eines Theils des Zellsafts (unter Einwirkung von Zuckerlösung) contrahirt und von der Zellhaut abgelöst hat; ebenso fahren die Stromfäden der Filamenthaare von Tradescantia fort, sich zu bewegen, wenn der Schlauch unter dem Einfluss von Zuckerlösung sich von der Haut zurückzieht. — ε) Die bewegenden Kräfte sind nicht eine Massenwirkung des protoplasmatischen Körpers, sondern sie gehen von den kleinsten Theilen desselben aus: die Bewegung der Molecüle kann an jeder Stelle einer Protoplasmamasse beginnen und aufhören; jeder beliebige Theil kann zur Ruhe kommen; bewegte und (relativ) ruhende Massentheile können dicht neben einander liegen. Ein bewegliches Plasmodium kann sich zertheilen und in den Theilen ähnliche Bewegungen zeigen wie im Ganzen; das rotirende Protoplasma [der Schläuche von Nitella nach Nägeli[1]), der Wurzelhaare von Hydrocharis: Hofmeister] kann nach Ablösung von der Zellwand (durch Exosmose) sich in mehrere Portionen trennen, deren jede ein geschlossenes Ganze bildet, in welchem die Substanz rotirend fliesst. — ζ) Die Gesammtheit der Erscheinungen der Protoplasmabewegungen zeigt deutlich, dass die letzteren nicht durch blosse Uebertragung von Kräften zu stande kommen, sondern dass durch irgend welche an sich unbedeutende Anstösse im Protoplasma gebundene Kräfte (Spannkräfte) ausgelöst werden, so dass eine auffallende Disproportionalität der sichtbaren Anstösse und der factischen Kraftwirkungen stattfindet; diese Disproportionalität ist so gross, dass in den meisten Fällen ein äusserer Anstoss, der die Bewegung auslöst, gar nicht zu bemerken ist: die Ströme wechseln, stehen still, beginnen ohne wahrnehmbare Ursachen; dennoch müssen solche da sein; sie sind aber der Beobachtung unzugänglich, während die durch sie ausgelöste Bewegung energisch hervortritt. Was C. Ludwig von der Erregung der Nerven sagt, kann unmittelbar auf das Protoplasma übertragen werden: »es übertragen die Erregungsmittel[2]) ihre Bewegungen, ihre Anziehungen u. s. w. nicht auf eine ruhende Masse von einfacher Anordnung, sondern es treten ihre Wirkungen nur als neue zu einer grösseren Zahl schon vorhandener, mannichfach geordneter, theils freier theils gebundener Kräfte hinzu. In einem solchen Falle können, je nachdem ein neuer Einfluss gebundene Kräfte frei macht, oder je nachdem er vorhandene Bewegung hemmt, die mannichfachsten Folgen eintreten«[3]). Gerade unter diese Kategorie von Kraftanordnungen scheint auch das Protoplasma zu gehören.

Die Natur der bewegenden Kräfte selbst, so wie die Molecularvorgänge, die sie bewirken, lassen sich aus den eben zusammengestellten allgemeinsten Beob-

1) Beiträge zur wiss. Bot. H. 76.
2) C. Ludwig: »Lehrbuch der Physiol. der Menschen 1858. p. 146.
3) Und weiter: »Gesetzt z. B. es bestände das erregte Mittel aus gleichartigen Theilen, von

achtungsergebnissen noch nicht erschliessen, da es an hinreichenden, ins Einzelne des Mechanismus gehenden Beobachtungen, fehlt. Nur so viel darf als ziemlich gewiss angenommen werden, dass die Molecüle des Protoplasmas sich in einem Zustand befinden, den man sich nach dem Schema des labilen Gleichgewichts vorstellen kann, d. h. die Molecüle sind so angeordnet, geformt und mit Kräften begabt, dass jede kleinste Lagenveränderung, jeder hinzukommende Ueberschuss von Kraft nicht nur eine Verrückung bewirkt, sondern auch die Verschiebung benachbarter Molecüle nach sich zieht. Ein Aggregat von Molecülen würde möglicherweise etwas den Protoplasmabewegungen Aehnliches produciren können, wenn man sich denkt: 1) dass jedes Molecül verschiedene Durchmesser hat, z. B. krystallinisch ist; 2) dass sie sich gegenseitig im Verhältniss ihrer Masse und Entfernung anziehen, sich also möglichst nahe aneinander zu legen suchen; 3) dass sie daran durch zwei Umstände verhindert sind, nämlich dadurch, dass jedes Molecül mit einer Wasserhülle umgeben ist, welche je dicker sie ist, die Annäherung desto mehr verhindert und ferner könnte ein Hinderniss für die Erlangung einer stabilen Lagerung darin gegeben sein, dass die Molecüle neben ihrer Massenanziehung noch mit Richtkräften begabt sind, die von ihrer Form abhängen, dass sie z. B. eine Polarität zeigen, wie die Molecüle eines Magnets oder wie die peripolaren Molecüle der Nerven. Unter diesen Voraussetzunlässt sich eine Anordnung der Molecüle denken, welche Gleichgewichtsschwankungen leicht unterliegt und welche sich beständig wieder herzustellen sucht. Die Annahme (1) ist nicht erwiesen, aber auch nicht unwahrscheinlich, die zweite kann sofort als gewiss angenommen werden, die dritte kann in ihrem ersten Theil für das Protoplasma ebenso gut wie für die Stärkemolecüle gelten; endlich ist die Annahme einer polaren Beschaffenheit der Molecüle wenigstens keine befremdende, da sie bereits für den Magneten, den Nerven und Muskel mit Erfolg verwendet worden ist. Es bedarf kaum der Erwähnung, dass das eben Gesagte nicht mit dem Anspruch, eine Theorie zu sein auftritt; es handelt sich vielmehr nur darum, den Weg anzudeuten, auf dem man möglicherweise zu einer solchen gelangen könnte. Der Ansicht Hofmeister's, dass die Strömungen auf einem Wechsel der Wassercapacität an wechselnden Stellen der Protoplasmamasse beruhen, stimme ich bei, doch muss dieser Ausdruck für die Erscheinungen selbst wieder in Einzelvorstellungen zerlegt werden, wenn es zu einem tieferen Verständniss kommen soll. Die Ursachen dafür, dass die verschiedenen Stellen[1] des Protoplasmas bald mehr bald weniger Wasser imbibiren, was sie den benachbarten Portionen entziehen oder übergeben, muss selbst erst aufgesucht werden und ich glaube, dass die genannten Annahmen einen ersten Anhalt hierfür bieten, insofern sich mit diesen eine Anordnung der Molecüle construiren lässt, die im Stande ist, durch sehr geringe Anstösse dazu veranlasst, das Im-

---

denen ein jeder bei einer in ihnen eingeleiteten Veränderung selbst so viel Kräfte entwickelte, um seinen Nachbar in den gleichen oder ähnlichen Zustand der Veränderung zu bringen, so würde ersichtlich ein Minimum äusserer Einwirkung, wie der Funken auf eine Pulvertonne genügen, um ausserordentliche Folgen zu erzeugen, die zwar augenblicklich mit dem Eintritt des äusseren Einflusses begonnen, aber einmal eingeleitet, von diesem ganz unabhängig wären. Ludwig a. a. O.

1) Die Stellen des Protoplasmas; nicht seine Molecüle, sondern Gruppen von solchen.



bibitionswasser zwischen den Molecülen zu vermehren oder zu vermindern, die Molecüle an beliebigen Stellen des Protoplasmas so zu entfernen oder zu nähern, dass die mit Wasser erfüllten Zwischenräume enger oder geräumiger werden.

Die bewegenden Kräfte, welche die Umlagerung der Molecüle im strömenden Protoplasma bewirken, unter dem Ausdruck »Contractilität« zusammenzufassen, ist kein Gewinn für die Wissenschaft, so lange man nicht im Stande ist, die Vorstellung, die man sich von der Contractilität macht, genau zu definiren, den damit bezeichneten Vorgang in seinen einzelnen Momenten darzulegen. Hofmeister[1]) hat sich das Verdienst erworben, diese Unklarheit in dem Gebrauch des Wortes Contractilität aufzudecken »Die Bezeichnung des Protoplasmas, als einer contractilen Substanz, sagt er mit Recht, führt dem Verständniss des Vorgangs nicht näher. Soll sie ausdrücken, dass die strömenden Bewegungen darauf beruhen, dass Zusammenziehungen peripherischer Theile des Protoplasmas die inneren Theile nach den Orten geringsten Widerstandes der peripherischen Schichten einer Protoplasmamasse hintreiben, so steht sie im Widerspruch mit den Thatsachen. Fixirt man den Ort, an welchem im leichtbeweglichen Plasmodium eines Myxomyces, eines Physarum z. B. innerhalb bis dahin ruhenden Protoplasmas eine neue Strömung auftritt, so erkennt man mit Leichtigkeit, dass die Bewegung nach rückwärts um sich greift. Theile des bis dahin ruhenden Protoplasmas, die von dem Ziele der Strömung weiter und weiter entfernt liegen, treten successive in dieselbe ein[2]).« — »Nicht minder unhaltbar wäre die Annahme einer auf Expansion bestimmter Stellen der peripherischen Schicht beruhenden, von den sich blähenden Stellen ausgehenden saugenden Wirkung«; Hofmeister schliesst dies aus der Beobachtung, dass in sphäroidischen Klumpen des Plasmodiums von Physarum Strömungen auftreten, welche innerhalb der umgebenden ruhenden Masse ihre Richtung sogar wechseln können, ebenso energisch und mit gleich breiter Strombahn sich bewegen, wie in solchen Plasmodien, wo mit der Strömung der inneren Substanz auch die äusseren Umrisse wechseln. In den sphäroidischen Klumpen aber gingen die Strömungen ohne Aenderung der äusseren Umrisse vor sich. — Mit Recht weist Hofmeister auch die Annahme zurück, wonach die Bezeichnung »contractil« besagen soll, dass eine in den kleinsten Theilen des Protoplasmas stattfindende Zusammenziehung, welche regelmässig fortschreitet, die sichtbaren Gestaltsveränderungen bewirke; es wäre dies offenbar keine Zerlegung des Phänomens in seine Einzelvorgänge, vielmehr eine Uebertragung des Problems vom Ganzen auf seine kleinsten Theile; von contractilen Molecülen oder Atomen zu reden, scheint aber absurd. Die Berufung auf die Identität der Erscheinungen am vegetabilischen und thierischen Protoplasma kann an der Sache nichts bessern, da die sogen. »Contractilität« des letzteren ebenso unerklärt ist, wie die des ersteren: es kommt nicht darauf an, zu zeigen, ob eine Substanz contractil (zusammenziehbar) sei, sondern was man sich dabei zu denken habe.

Hofmeister[3]) nimmt an, die Veränderlichkeit des Imbibitionsvermögens des Protoplasmas reiche hin, die Strömungen zu bewirken. Er stützt sich dabei einerseits auf die Analogie des Protoplasmas mit den sogen. Colloidsubstanzen, deren Molecularanziehung zum Wasser unter unbedeutenden Anstössen sich ändert (Trübung einer Kieselsäurelösung, Gerinnung von Leimlösungen beim Erkalten, von Eiweisslösungen beim Erwärmen und durch chemische Mittel), anderseits betrachtet er das Auftreten und Wiederverschwinden der pulsirenden Vacuolen (Volvocineen, Myxomyceten, Apiocysten u. s. w.) unmittelbar als den Ausdruck

---

1) Hofmeister: Flora 1865. p. 8.

2) Diese Beobachtung machte Hofmeister an einem muthmasslich zu Physarum albipes gehörenden Plasmodium und dem von Aethalium septicum; dieselbe Erscheinung lässt sich auch, doch schwieriger an den Stromfäden in den Haaren von Cucurbita, Ecbalium und Tradescantia constatiren.

3) Flora 1865. p. 10.

eines Wechsels der Wassercapacität des die Vacuolen umgebenden Protoplasmas. »Bei der Abnahme der Imbibitionsfähigkeit des Protoplasma wird ein Theil der in ihm enthaltenen wässerigen Flüssigkeit innerhalb seiner Masse als kugeliger Tropfen ausgeschieden. Dauert jene Abnahme fort, so vergrössert sich der Tropfen; wird die Imbibitionsfähigkeit gesteigert, so schluckt das Protoplasma ihn zum Theil oder vollständig wieder ein. Der Wechsel der Ab- und Zunahme der Imbibitionsfähigkeit geschieht in regelmässigen Perioden. Die Abnahme ist in allen beobachteten Fällen allmählich, die Zunahme reissend schnell. Die Vacuole wächst langsam, aber sie verschwindet oder verkleinert sich plötzlich; kommen mehrere solche Vacuolen innerhalb derselben Protoplasmamasse (Zelle) vor, so halten ihre Pulsationen eine bestimmte Reihenfolge ein (Cohn).« Hofmeister macht sich nun folgende Vorstellung von dem Hergang der Strömungen im Protoplasma: »Nehmen wir an, bewegliches Protoplasma sei aus (mikroskopisch nicht wahrnehmbaren) Partikeln verschiedener und veränderlicher Imbibitionsfähigkeit für Wasser zusammengesetzt, welche von Wasserhüllen umgeben sind, so wird, wenn in einer Reihe solcher Partikel die Zu- und Abnahme der Imbibitionsfähigkeit nach bestimmter Richtung hin stetig fortschreitet, das von den an Imbibitionsfähigkeit abnehmenden Theilen ausgestossene Wasser von den an Imbibitionsfähigkeit zunehmenden an sich gerissen, somit in Bewegung gesetzt werden. Dafern das Eindringen des Wassers in diese letzteren Partikel von der einen Seite her vorzugsweise begünstigt ist, können bei gleicher Richtung dieser Seiten die Bewegungen auf weite Strecken hin, selbst durch ganze Protoplasmamassen hindurch parallel laufende werden und bleiben. Eine einseitige Begünstigung der Wasseraufnahme, mit anderen Worten eine nach bestimmten Richtungen und an bestimmten Stellen stattfindende Erschwerung des Eintritts von Wasser ist aber eine selbstverständliche Voraussetzung, wenn die gleichbleibende Art der Abgrenzung lebendigen Protoplasmas gegen wässerige Lösungen von den verschiedensten Concentrationen, wie sie bei der Zusammenziehung protoplasmatischen Zellinhalts durch wasserentziehende Mittel gegen die in Vacuolen enthaltene oder die freie Protoplasma umgebende Flüssigkeit sich zeigt, nicht für unbegreiflich gelten soll. — Für Protoplasma mit veränderlichen Strombahnen und wechselnden Formen würde ein Wechsel in der Richtung des Fortschreitens der Zu- und Abnahme des Imbibitionsvermögens anzunehmen sein. Die Stellen des Umfangs, deren Fähigkeit zur Wasseraufnahme am höchsten gesteigert ist, werden auch die an Volumen zunehmenden, wachsenden sein. Die zeitweilige Ruhe der den Strömen wechselnder Richtung angrenzenden, durch keine wahrnehmbaren Schranken von ihnen getrennten Protoplasmamassen in den Plasmodien der Myxomyceten und anderwärts würde sich unschwer aus dem Unterbleiben der Schwankungen der Imbibitionsfähigkeit in den ruhenden Massen erklären« u. s. w.

Ueber die Ursachen, welche die Veränderlichkeit der Imbibition des Protoplasmas bestimmen, hat sich Hofmeister nicht ausgesprochen, eine Vorstellung von der molecularen Structur, welche jene gestattet, nur angedeutet. Das Letztere habe ich bereits oben im § flüchtig versucht. Ich stelle mir vor, das lebende Protoplasma bestehe aus bestimmt geformten (nicht runden) nicht imbibitionsfähigen Molecülen; dieselben haben eine sehr grosse Anziehung zum Wasser und umgeben sich daher mit verhältnissmässig sehr dicken Wasserhüllen, so dass die Massenanziehung benachbarter Molecüle, welche mit der Entfernung langsamer abnimmt als die Anziehung zum Wasser, einen nur schwachen Zusammenhalt derselben (eine geringe Cohäsion) bewirken kann. Unter dem Einfluss dieser beiden Kräfte würde sich ein labiles Gleichgewicht aller Molecüle einer Protoplasmamasse herstellen und zugleich würden dieselben für geringe äussere Anstösse verschiebbar sein, das Ganze manche Eigenschaften einer Flüssigkeit zeigen; zugleich wäre so ersichtlich, warum verschiedene und schwache Eingriffe dem Protoplasma so leicht einen Theil seines Wassers rauben und seine Cohäsion verstärken. Es lässt sich nun ferner denken, dass die Molecüle vermöge ihrer gegenseitigen Massenanziehung sich so neben einander zu legen suchen, dass sie einander ihre kleinsten Durchmesser zukehren, weil diese Lage die grösste Annäherung ihrer Schwerpuncte gestattet. An diesem Streben werden sie aber zum Theil schon durch die Wasser-

hüllen verhindert[1]) und anderseits kann man annehmen, dass die Molecüle mit Richtkräften begabt sind, so z. B. dass sie vermöge dieser letzteren einander ihre längsten Durchmesser zuzukehren suchen; man könnte hier immerhin an elektrische Polaritäten in den Molecülen denken. Offenbar würde so durch das Spiel dreier Anziehungen, die von einander in ihren Werthen unabhängig sind, eine Gleichgewichtslage sich herstellen können, bei welcher verhältnissmässig beträchtliche Quantitäten von Kraft als Spannung (gebundene Kraft) vorhanden sind; der unbedeutendste Anstoss könnte hier das Gleichgewicht stören; eine an einem Puncte aufgetretene Störung müsste sich sofort auf die Nachbarmolecüle fortpflanzen, die Bewegung müsste nach und nach solche Stellen ergreifen, welche immer weiter und weiter vom Anfang der Bewegung entfernt sind. Wir könnten uns endlich die Anordnung der Molecüle im Zustand ihres Gleichgewichts leicht unter dem Einfluss der drei Anziehungen so denken, dass dabei eine mittlere Quantität von Wasser zwischen ihnen Raum findet: dies vorausgesetzt, muss jede Veränderung in der gegenseitigen Lage der Molecüle diese wassererfüllten Zwischenräume entweder vergrössern oder verkleinern, d. h. es muss die Masse des Imbibitionswassers zu- oder abnehmen. Werden an einer Stelle im Protoplasma die Zwischenräume grösser, so wird die Anziehung der Molecüle zum Wasser sogleich in Action treten und aus der Umgebung (d. h. aus den benachbarten Molecularinterstitien) Wasser an sich ziehen. Die Bewegung wird in diesem Falle immer neue Stellen ergreifen, welche von dem Ziele mehr und mehr rückwärts liegen. Werden dagegen die Molecüle durch irgend einen Anstoss aus ihrer labilen Lage derart verrückt, dass sie sich gegenseitig mehr nähern, so wird Wasser aus ihren Zwischenräumen austreten müssen, die Bewegung wird sich von einem gegebenen Puncte ausgehend ihrem Ziele immer mehr nähern, vom Ausgangspunct immer entferntere Stellen ergreifen. Es würde also die Bewegung, wie es De Bary ausdrückt, eine centrifugale oder eine centripetale werden können. Auf derartige Gleichgewichtsstörungen würden sich die Bewegungen in Plasmodien, in amöbenartigen Körpern, und bei dem circulirenden Protoplasma der Zellen zurückführen lassen. Es ist nun aber auch denkbar, dass diese Gleichgewichtsstörungen zu einer eigenthümlichen Art stehender Schwingungen der Molecüle an einer Stelle des Protoplasmas führen können, in dem sie sich abwechselnd einander nähern und von einander entfernen. Findet dieser Process in allen neben einander liegenden Querschnitten rhythmisch wiederkehrend statt, so dass in dem einen Querschnitt die grösste Annäherung (geringste Wassercapacität), im folgenden die beginnende Entfernung der Molecüle (wachsende Wassercapacität) eintritt u. s. w., so liesse sich ein Vorgang vorstellen, der die gleichförmige Rotation der Charen, Vallisnerien u. s. w. nachahmt. Fragt man nun nach den Anstössen, welche im Stande sind, die Spannkräfte in unserem molecularen System (wenn es sich selbst überlassen im Gleichgewicht ist) auszulösen, so lassen sich deren sehr verschiedene denken: innerhalb des lebenden Protoplasmas sind beständig chemische Vorgänge thätig; dieselben können an einzelnen Stellen die Molecüle chemisch verändern, ihre Wasseranziehung, ihre Masse, ihre Polarität verkleinern oder vergrössern; aber auch unabhängig von dem Chemismus werden kleine thermische, elektrische Schwankungen, unmerkliche Erschütterungen bald den einen, bald den andern Theil des Protoplasmas treffen und sein labiles Gleichgewicht stören. — Man könnte gegen meine eben skizzirte Anschauungsweise den Einwurf erheben, dass sie nur Bewegungen des Wassers im Protoplasma gestattet, während die Beobachtung entschieden auch die Fortbewegung der Protoplasmatheile selbst darlegt. Allein die genannte Vorstellung schmiegt sich mit Leichtigkeit auch dieser Forderung an. Wenn bei einer Gleichgewichtsstörung die Molecüle nach einer Richtung fortschreitend ihre Wasserhüllen verdünnen und also Wasserströme in den Molecularinterstitien sich bilden, so wächst auch in dem Maasse als die Molecüle wasserärmer werden, ihr Streben, wieder Wasser aufzunehmen; das ihnen entrissene fortfliessende Wasser, welches an entferntere Protoplasmatheile hineilt, folgt den grösseren Zugkräften, aber damit ist die Anziehung

1) Nach dem § 106. II. angeführten Nägeli'schen Satze muss die Wasserhülle eines Molecüls an den Enden seiner kleinsten Durchmesser dicker sein als an denen der grösseren.



derjenigen Molecüle, die es eben verlässt, ja nicht vernichtet; diese werden dem Wasser mehr oder minder rasch folgen, wenn sie hinreichend verschiebbar sind; die Molecüle, denen das Wasser entzogen wird, werden sich also in derselben Richtung (nur schwieriger) fortbewegen.

Wie schon erwähnt, kann das Gesagte Anspruch auf den Rang einer Theorie nicht erheben; für eine solche fehlt es noch an einer hinreichenden Zahl geeigneter Beobachtungen, welche speciell in der Absicht, den Molecularbau und die Mechanik der Strömung zu erklären, unternommen werden müssten.

Die verschiedenen Erscheinungen, welche das bewegte Protoplasma in seiner Gesammtheit und in seinen habituellen Verschiedenheiten bei verschiedenen Pflanzen erkennen lässt, können hier eine ausführliche Schilderung nicht erfahren; eine oberflächliche kurze Beschreibung wäre ohne Nutzen, eine ins Einzelne gehende würde allzuviel Raum erfordern. Es ist daher auf die vortrefflichen Beschreibungen De Bary's[1]) und Cienkowsky's[2]) über die Myxomyceten, ferner auf die Arbeiten Schultze's[3]) und Kühne's[4]) zu verweisen. Einige für die Mechanik der Bewegung wichtige Bemerkungen De Bary's sind aber hier noch nachzutragen. Er unterscheidet am Myxoplasmodium zweierlei Fortpflanzungsarten der Strömung; indem er den Ausgangspunct als Centrum bezeichnet, findet er die Ströme entweder centripetal oder centrifugal (wobei es gleichgiltig ist, ob der Strom gegen die Mitte oder die Peripherie des Plasmodiums verläuft), und beiderlei Strömungsformen sollen auf verschiedene Weise zu stande kommen. Bei Strömen, welche aus Zweigenden zurücklaufen (p. 47 a. a. O.), werden die Enden der Letzteren stark eingezogen und die Strömung ist hier zunächst am lebhaftesten, sie nimmt in centrifugaler Richtung (also nach dem Ziel der Bewegung hin) an Schnelligkeit ab. Oder die Enden der Zweige, aus denen der Strom zurückläuft, sinken langsam zusammen und die Geschwindigkeit des Stromes nimmt in centrifugaler Richtung (also gegen das Ziel hin) zu. — »Wo ein lebhafter Strom in die Zweigenden geht, und diese rapid anschwellen und Zweige treiben lässt, sieht es aus, als werde die Körnermasse mit Gewalt in die Enden eingepresst. Sucht man nach dem Sitze der treibenden Kraft, in dem man den Strom gegen seine Ursprungsstelle verfolgt, so findet man gerade in den exquisiten Fällen n i r g e n d s e i n e U m r i s s ä n d e r u n g, w e l c h e e i n e d e r S t r o m s t ä r k e i r g e n d e n t s p r e c h e n d e C o n t r a c t i o n d e r T h e i l e, v o n d e n e n d e r S t r o m h e r k o m m t, anzeigt; dagegen ist es meist sehr deutlich, dass die in die Zweigenden laufenden Ströme in centrifugaler Richtung (also nach dem Ziel der Bewegung hin) an Geschwindigkeit zunehmen. Durchaus analoges Verhalten findet man an jedem Puncte des Plasmodiums[6]).« Dem entsprechend nimmt nun De Bary zweierlei treibende Kräfte an; nämlich eine vis a tergo, ausgeübt durch die »Contraction« der Grundsubstanz an der Ursprungsstelle und vielleicht manchmal auch längs des Stromlaufs; und zweitens eine Kraft, welche von den Endpuncten des Stromes ausgeht, und ihn gleichsam saugend gegen diese hinzieht. »Nach den Voraussetzungen, von denen wir hier«, fährt er fort, »ausgehen, muss diese Kraft ihren Grund darin haben, dass an den Zielpuncten des Stromes in der peripherischen Substanz eine Abnahme der Contraction und der Cohäsion stattfindet, eine Erschlaffung oder Expansion, vermöge deren der Körnerstrom in jene hineingetrieben wird, — sei es aufgesogen, wie Wasser von einem porösen Körper, sei es, einfach nach dem Orte des geringsten Widerstandes strömend.«

1) De Bary »Die Mycetozoen« Leipzig 1864. p. 43 ff.

2) L. Cienkowsky »Das Plasmodium« Jahrb. f. wiss. Bot. 1863. III. p. 401 ff.

3) Schultze »Das Protoplasma« Leipzig 1863.

4) Kühne »Untersuchungen über das Protoplasma und die Contractilität« Leipzig 1864.

5) Von den älteren Arbeiten sind besonders wichtig: Mohl, Bot. Zeitg. 1846 »Ueber die Saftbewegung im Inneren der Zellen« und Unger »Anat. und Physiol. der Pfl.« Wien 1855. p. 273 ff.

6) Ich habe keine hinreichende eigene Anschauung von den Vorgängen an den Myxoplasmodien, um entscheiden zu können, in wieweit diese Angaben den vorhin citirten Hofmeister's etwa widersprechen oder mit ihnen vereinbar sind.



De Bary findet den Beweis für seine Ansicht in folgenden Beobachtungen: durchschneidet man einen Ast, in welchem die Geschwindigkeit des Stromes nach dem Ziel hin deutlich abnimmt, so hört das Fliessen in dem dem Ziele zugelegenen Theile auf, aus dem dem Ursprung des Stromes zuliegenden Theile aber entquillt der Schnittwunde ein dicker mit der Körnermasse im Zusammenhang bleibender Tropfen, von dem De Bary annimmt, dass er durch eine vis a tergo (Contraction am Ausgangspuncte) hinausgepresst wird. Wenn er jedoch einen Strom durchschnitt, dessen Geschwindigkeit nach dem Ziele hin zunahm, so stand er sofort an beiden Schnittflächen still, die letzteren überzogen sich mit einem Saum hyaliner Grundsubstanz. Wenn die Strömung auffallend lebhaft war, sah er nach Durchschneidung in einigen Fällen bei centrifugal verlangsamtem Strom die strömende Masse an beiden, und bei centrifugal beschleunigtem an der dem Ziel zugewendeten Schnittfläche hervordringen. — Hierher gehört nun auch die ältere Angabe Unger's (a. a. O. p. 276). »Schneidet man eine Zelle von Nitella durch, so wird der Strom mit seinen Körnchen, dessen Bewegung gerade nach der Schnittfläche gerichtet ist, zuerst ausfliessen, der andere Strom (d. h. die andere Hälfte) aber früher seine Bahn vollenden, und dann dem ersten auf seinem Wege folgen.«

Offenbar lässt sich nun das Hervorquellen an einer Schnittfläche nach der Richtung hin, die der Strom bereits verfolgt, als eine Erscheinung betrachten, die dem Dahinfliessen eines natürlichen Zweigendes analog ist, und mit dem Hervorquellen eines neuen Fadenstromes bei circulirendem Protoplasma übereinstimmt. Der künstliche Querschnitt verhält sich eben wie der natürliche. Wenn daher meine oben angedeutete Anschauungsweise geeignet gefunden werden sollte, die natürlichen Vorkommnisse weniger unerklärlich erscheinen zu lassen, so wird sie dies auch bei den genannten Versuchsergebnissen leisten. Ohnehin besteht zwischen der von Hofmeister, De Bary und mir geltend gemachten Vorstellungsweise kein principieller Gegensatz, insofern die meinige die beiden anderen vermittelt. Dies zeigt sich auch bei folgendem Versuch De Bary's: »Bringt man mit der Nadel ein mikroskopisch kleines Stückchen einfach kohlensauren Kalis auf ein von wenig Wasser umspültes Zweigende, so schwillt dieses beträchtlich an, sobald das Salz in dem Wasser zu zerfliessen beginnt, neue Prominenzen und Zweigsanfänge schiessen in seinem Umfang hervor, wie an einem normal vegetirenden rapid anschwellenden Ende, und von dem Augenblicke an, wo die (durch das Kali bewirkte) Schwellung beginnt, strömt die Körnermasse mit grosser Geschwindigkeit nach dem schwellenden Theil hin, genau wie bei normalen Strömungen und mit centrifugaler Beschleunigung. Gingen vor dem Versuch ein oder mehrere Ströme von dem Zweigende weg, so kehren dieselben plötzlich um, sobald die Einwirkung des Reagens anfängt.«

Schliesslich muss noch der Ansicht Nägeli's über die Bewegung in den Schläuchen der Charen Erwähnung geschehen[1]). Nach ihm bildet nämlich das Protoplasma der Characeen nur in jungen Zellen eine continuirliche an der Wand hinfliessende Masse, die in ihrer ganzen Dicke mit gleicher Geschwindigkeit strömt. Später aber soll dieses Protoplasma in Klumpen und körnige Gebilde so zerfallen, dass eine strömende (rotirende) Masse gar nicht mehr vorhanden ist, sondern nur schwimmende Protoplasmagebilde, welche nicht mehr im Protoplasma eingebettet sind, aber in einer wässerigen Flüssigkeit frei schwimmen. Die freischwimmenden Gebilde bewegen sich mit ungleicher Geschwindigkeit und zwar ist es ein allgemeines Gesetz, dass die Bewegung in allen Theilen des Lumens stattfindet, mit Ausnahme einer mittleren Indifferenzschicht. Je näher die Protoplasmaklumpen der letzteren liegen, desto langsamer bewegen sie sich, je näher sie an der Zellwand hinziehen, desto geschwinder. Wenn ein an der letzteren liegender Körper z. B. $^1/_{10}$ Mill. in 3 Sec. zurücklegt, so braucht er der Indifferenzschicht näher liegend 5, 7, 10, 15, 22 Sec. — Nägeli nimmt an, die bewegende Kraft habe ihren Sitz in der Wandschicht des Inhalts (Primordialschlauch und dem ihm anhängenden Protoplasma). Es fehlt mir an Material, mich von den Verhältnissen genauer zu unterrichten, aber es wäre wohl wahrscheinlicher, dass die Flüssigkeit, in welcher sich nach Nägeli die körnigen Gebilde schwimmend bewegen, eben nur ein sehr

1) Nägeli »Beiträge zur wiss. Bot. II. p. 62 ff.



wasserreiches Protoplasma ist, in welches diese eingestreut sind. Ueber die Natur der bewegenden Kraft gesteht Nägeli keine Auskunft geben zu können.

§ 119. **Molecularbewegung im Protoplasma mit Beziehung auf ein oder mehrere Centra.** Ich rechne hierher die Vorgänge der freien Zellbildung und der Zelltheilung, die Entstehung der Zellkerne aus dem Protoplasma, die Bildung der Chlorophyllkörner durch Zerfallen eines protoplasmatischen Wandbelegs und durch Theilung schon vorhandener Chlorophyllkörner. — Zum Zweck der Anbahnung eines Verständnisses der Mechanik dieser Vorgänge, scheint es mir empfehlenswerth dieselben auf zwei Typen zurückzuführen[1]: Die Lagerung der Molecüle um ein (sichtbares oder nicht sichtbares) organisches Centrum kann nämlich derart stattfinden, dass vorzugsweise radial gerichtete Kräfte in Wirkung treten, so dass in der Umgebung des Centrums die Molecüle in allen (radialen) Richtungen gleichzeitig dem neuen Centrum zu streben; die so bewirkte Trennung der ursprünglichen Protoplasmamasse in zwei oder viele Portionen ist eine simultane: dieser Vorgang findet wahrscheinlich statt bei der Entstehung des Zellkerns durch Ansammlung seiner Substanz aus dem Protoplasma, ferner bei der sogenannten freien Zellbildung, wenn sich um Zellkerne, welche im Protoplasma bereits entstanden sind, Portionen des letzteren ansammeln, wenn der protoplasmatische Wandbeleg (bei Algen) in zahlreiche Gonidien zerfällt, oder wenn das wandständige Protoplasma sich gleichzeitig an der ganzen Wand in zahlreiche Chlorophyllkörner zerlegt. Weitere Beispiele liefert die Sporenbildung der Discomyceten und Flechten, die Sporenbildung bei Pilobolus und den Myxomyceten, wo das Protoplasma gleichzeitig in eine sehr grosse Zahl rundlicher Portionen zerfällt, indem sich um zahlreiche Centra ungefähr gleiche Quantitäten ansammeln. 2) Es kann die Trennung der sich bildenden Protoplasmaportionen eine successive sein, so dass, nachdem die Bildungscentra gegeben sind, die Masse zwischen diesen sich einschnürt, bis endlich so viele Portionen auseinanderfallen, als Centra vorhanden sind. Hierher gehören zunächst die Fälle, wie sie bei dem Zerfallen einer Pollenmutterzelle von Althaea rosea in vier Pollenzellen (Mohl)[2], einer Sporenmutterzelle von Anthoceros und Pellia epiphylla in vier Sporenzellen (Hofmeister) zu beobachten sind; aber auch bei der Zweitheilung der Gewebezellen findet sich dieser Vorgang zuweilen (sicher beobachtet in der jungen Epidermis und der darunter liegenden Parenchymschicht nahe der Terminalknospe von Phaseolus multiflorus: Keimpflanze[3]); ferner gehört hierher die Theilung der Chlorophyllkörner durch Einschnürung und ihr Zerfallen in zwei. Bei diesen Theilungsvorgängen sind die wirkenden Kräfte nicht gleichmässig um die Bildungscentra vertheilt. Während die Vorgänge nach dem ersten Typus so aussahen, als ob die sich sammelnden Molecüle nach einem Puncte hin gravitirten, machen die des zweiten Typus eher den Eindruck als ob die Zwischeneinlagerung neuer

---

1) Hierbei wird auf das Auftreten der neuen Zellhautscheidewand bei der Zelltheilung keine Rücksicht genommen.

2) Mohl: Die veget. Zelle p. 217.

3) Nach Behandlung mit Essigsäure lagen die Protoplasmainhalte mit beginnender, zur Hälfte vollendeter u. s. w. Einschnürung in den Zellen, noch ohne Andeutung einer Cellulosescheidewand. Auch in den jungen Haaren am selben Ort zerfällt der Inhalt in 2 bis 5 hinter einander liegende Portionen, die noch keine Zellhautscheidewand zwischen sich haben, diese entsteht später simultan auf der ganzen Trennungsfläche.

Molecüle, und dadurch erzeugte Spannungen den Gestaltungsprocess beherrschten; es tritt dies zumal in solchen Fällen hervor, wo ein wandständiges, mit grossem Saftraum versehenes Protoplasma sich durch faltenartige Einschnürung theilt, wie bei Spirogyra und Conferva glomerata[1]).

Die Beobachtungen reichen noch lange nicht hin, eine klare Vorstellung von den molecularen Bewegungen und thätigen Kräften zu geben; zumal sind die Cohäsionsverhältnisse, aus denen man Schlüsse ziehen könnte, unbekannt. Der Mitwirkung des Zellkerns hat man wohl eine zu grosse Bedeutung beigelegt; unrichtig ist es gewiss, ihn sozusagen als den Anstifter dieser Vorgänge zu betrachten, an denen er, als blosser und unwesentlicher Theil des Protoplasmas doch nur Theilnehmer ist. Abgesehen von den ziemlich zahlreichen Fällen, wo er ganz fehlt (z. B. Gonidien von Achlya prolifera[2]), Sclerotiumzellen der Myxomyceten[3]), abgesehen auch von den Theilungen der Chlorophyllkörner und ihrer Entstehung aus dem wandständigen Protoplasma (Vorgänge, welche der Zelltheilung und freien Bildung durchaus analog sind), ist das Verhalten des Zellkerns, wo er vorhanden ist, nicht derart, dass man in ihm den Sitz der Kräfte suchen könnte, welche die centrische Lagerung der Protoplasmamolecüle bewirken, vielmehr scheinen dieselben Bedingungen, welche das ganze Protoplasma beherrschen, auch den Zellkern als Theil desselben mit zu treffen; etwas Anderes ist zunächst aus den Fällen nicht zu folgern, wo der alte Kern sich auflöst und dann 2, 4 oder mehr neue auftreten, sich ordnen und nun die Mittelpuncte der neuen Protoplasmaportionen einnehmen. Aber dieses Verhalten ist nicht allgemein: Bei den Schwärmern der Myxomyceten verschwindet der Kern vor der Zweitheilung und die beiden neuen treten erst dann wieder auf, wenn jene beendigt ist[4]); die Lage und Bewegung des Zellkerns während der Theilung der Spirogyren[5]) ist nicht geeignet, ihn als ein Kraftcentrum dieses Vorgangs erscheinen zu lassen.

Für die Mechanik der hier betrachteten Bewegungen der Protoplasmamolecüle scheinen mir dagegen zwei Bemerkungen wichtig. 1) Es scheint eine gewisse Wasserarmuth der Substanz, dem entsprechend eine grössere Cohäsion der Molecüle nöthig, um die centrische Anordnung zu bewirken. Diese Wasserarmuth kann durch Austrocknung oder durch Wasserausstossung eintreten. Ersteres geschieht bei den Plasmodien der Myxomyceten, welche im wasserreichen Zustand Strömung zeigen; wenn sie aber austrocknen, so hört diese auf und die Substanz zerfällt in Zellen (Sclerotien, derbwandige Cysten, Sporangien[6]). Wenn sich dagegen die Zellinhalte der Spirogyren und anderer Conjugaten zur Zygosporenbildung vorbereiten und kugelig oder ellipsoidisch abrunden, so ziehen sie sich zusammen, was nur durch Wasserausstossung zu bewirken ist. Das Meristem der Wurzelspitzen und Terminalknospen ist mit einem consistenten und gallertartigen Protoplasma erfüllt, welches sich von dem strömenden älterer Gewebe gewiss auch durch grössere Wasserarmuth unterscheidet; ebenso ist das gelbe Protoplasma, durch dessen Zerfallen die wandständigen

1) Mohl a. a. O. p. 212.
2) Pringsheim: Verhandl. der Leopoldina 15. Bd. I. Abth. p. 401 ff.
3) De Bary »Mycetozoen« p. 99.
4) De Bary »Mycetozoen« Taf. I. Fig. 14.
5) A. Braun »Verjüngung« p. 253.
6) De Bary »Mycetozoen« p. 102 und Cienkowsky Jahrb. f. wiss. Bot. III. 422.

Chlorophyllkörner entstehen, durch eine gallertartige Consistenz ausgezeichnet. Das Vorhandensein eines Saftraumes in manchen sich theilenden Zellen spricht nicht gegen diese Regel, weil dabei das Protoplasma selbst doch wasserarm sein kann.

Die zweite Bemerkung wurde von Hofmeister[1]) gemacht: es ist nach ihm ein Erfahrungssatz von allgemein durchgreifender Giltigkeit, dass der Theilung jeder Zelle eines im Knospenzustand befindlichen Organs ein Wachsthum dieser Zelle vorausgeht. Keine Zelle theilt sich, ohne vorher an Grösse, wenn auch nur mässig, zugenommen zu haben. Das Wachsthum keiner Zelle überschreitet nach einer bestimmten Richtung hin eine gewisse, meist sehr eng bemessene Grenze, ohne dass eine Scheidewandbildung in der Zelle erfolgt. Die Stellung der neu entstehenden Scheidewand ist durch das vorausgegangene Wachsthum der Zelle genau bestimmt: die theilende Wand steht ausnahmslos senkrecht zur Richtung des stärksten vorausgegangenen Wachsthums der Zelle; wohlgemerkt, nicht senkrecht zum grössten Durchmesser der Zelle, der mit der Richtung des stärksten (letzten) Wachsthums nicht zusammenzufallen braucht.

Auch diese Formen molecularer Bewegung sind wahrscheinlich von chemischen Veränderungen der Substanz abhängig: sie finden nur dann statt, wenn unverbundener Sauerstoff in die Substanz eindringt und zur Kohlensäureaushauchung Anlass giebt, was mit Bestimmtheit daraus geschlossen werden darf, dass das Wachsthum, z. B. die Keimung, in einer sauerstofffreien Atmosphäre aufhört (s. Athmung). Was die Einwirkung der Wärme betrifft, so ist das etwa hierher gehörige aus unserer zweiten Abhandlung zu entnehmen. Ueber den Einfluss des Lichts vergleiche man § 13.

§ 120. Massenbewegung protoplasmatischer Gebilde. Ueber die Mechanik sowohl der fortschreitenden als der rotirenden Bewegungen der Volvocinen, Schwärmsporen, Spermatozoiden und der nach Nägeli damit verwandten Bewegungen der Oscillarien, Phormidien und Spirillen ist so gut wie nichts bekannt. Das Wichtigste, was sich darüber etwa sagen lässt ist, dass weder die fortschreitende noch die rotirende Bewegung von wahrnehmbaren Gestaltveränderungen der betreffenden Körper begleitet ist, also von solchen wahrscheinlich auch nicht abhängt; dass dagegen bei Schwärmsporen, Volvocinen und Spermatozoiden fadenförmige Anhängsel, entweder zu zweien, mehreren oder vielen vorhanden sind, von welchen man ziemlich allgemein glaubt, dass es die Bewegungsorgane seien, dass in ihnen Kräfte thätig sind, welche die daran hängende Körpermasse fortziehen und in Rotation versetzen; bestimmte Beweise liegen dafür nicht vor und bei den Oscillarien, Phormidien und Spirillen[2]) fehlen diese Organe, obgleich ihr Körper ebenfalls eine fortschreitende Bewegung und Rotation ohne Gestaltveränderung erkennen lässt; ebenso ist es bei den Diatomeen und Desmidieen, bei denen ein Vor- und Rückwärtsgleiten ohne Rotation stattfindet.

1) Hofmeister, Jahrbücher f. wiss. Bot. III. p. 272.

2) Einige Oscillarien und Phormidien haben eine Wimperkrone an ihrem Ende, die nach Nägeli aus Anhängseln des Primordialschlauchs besteht und mit den Wimpern der Schwärmzellen insofern vergleichbar sind; die Wimpern der Oscillarien sind aber unbeweglich.



Ueber die Molecularstructur dieser Gebilde liefern ihre Bewegungsformen bis jetzt keinen Aufschluss, und umgekehrt reicht unsere geringe Einsicht in die Molecularstructur der protoplasmatischen Gebilde überhaupt nicht hin, einiges Licht auf die Ursachen dieser Bewegungen zu werfen.

α) Nach Nägeli haben die Schwärmzellen dreierlei Bewegungsformen[1]: bei vielen derselben bleibt das vordere (mit schwingenden Cilien besetzte hyaline), sowie das hintere (grüne) Ende ihrer Körperaxe genau in der Bahn der fortschreitenden Bewegung, mag diese gerade oder etwas gebogen vorwärts gehen; sie schwimmen steif und ohne Schwanken vorwärts; andere beschreiben eine gerade oder etwas gebogene Schraubenlinie, wobei eine Drehung um ihre Körperaxe immer einem Schraubenumlauf entspricht, so dass die nämliche Zellseite stets nach aussen gekehrt bleibt, während die Körperaxe mit der Axe der Schraubenbahn parallel läuft. Drittens giebt es Schwärmer, deren vorderes Ende eine Schraubenlinie, deren hinteres eine gerade oder eine Schraube von geringerem Durchmesser beschreibt. Diese Bewegungsformen sind nur bei langsamer Drehung und Fortschiebung zu erkennen. Die Bewegung der Spermatozoiden stimmt nach Nägeli im Wesentlichen mit jenen überein, und er ist überzeugt, dass bei vollkommen regelmässiger Form, bei symmetrischer Vertheilung der Masse die Zellen innerhalb eines homogenen Mediums in einer graden Linie hinschwimmen würden, und dass alle Abweichungen von dieser und der einfachen Rotation um die eigene Körperaxe davon herrührt, dass die beweglichen Körper nicht symmetrisch gebaut sind, ihren Schwerpunct nicht im Centrum haben, und nicht ringsum gleiche Reibung erfahren. Die Richtung der Rotation ist gewöhnlich für jede Art, Gattung oder Familie constant, doch giebt es drehungsvage, zu denen die Täfelchen von Gonium gehören. Häufig ist es aber bei einzelligen Schwärmern unmöglich, sich von ihrer Rotationsrichtung zu überzeugen, was wie Nägeli zeigt, auf einer eigenthümlichen noch nicht verstandenen optischen Täuschung beruht (Tetraspora lubrica). — Gewöhnlich geht das cilientragende Ende voran, doch können sie auch rückwärts gehen, und dann drehen sie sich in entgegengesetzter Richtung (Ulothrix speciosa); diese Umkehrung geschieht, wenn sie anprallen, sie drehen sich dann eine Zeit lang auf einem Fleck, stehen still und gehen (ohne Wendung des Körpers) zurück. Die Umkehrung der Drehung findet aber nur insofern statt, als man das cilientragende Ende immer als das vordere betrachtet; nennt man dagegen das bei der fortschreitenden Bewegung (auch im Zurückweichen) vorangehende Ende das vordere, so bleibt die Drehungsrichtung immer die nämliche; die rückwärts gehende Bewegung dauert immer nur kurze Zeit und wird bald wieder mit der gewöhnlichen vertauscht. —

Die fortschreitende und rotirende Bewegung stehen auch bezüglich ihrer Geschwindigkeit in einem nicht genau bestimmten Verhältniss, und beide werden nach Nägeli wahrscheinlich von derselben Ursache bewirkt. In der Regel steigert oder mindert sich die eine mit der anderen, wenn eine Schwärmzelle jedoch anstösst, so bleibt sie stehen, fährt aber fort, sich um ihre Axe zu drehen, zuweilen soll sich eine auch fortschieben, ohne sich zu drehen; bei Abwesenheit aller Hindernisse scheinen aber beide Bewegungen immer vereinigt zu sein. Dagegen sieht man auch Zellen, die bei gleich viel Drehungen in der Zeiteinheit, ungleich schnell vorwärts schwimmen, oder bei gleicher fortschreitender Geschwindigkeit sich ungleich schnell drehen (a. a. O. p. 101—102). — Dabei machen sich offenbar individuelle (von der Organisation abhängige) Unterschiede geltend: die gleichzeitig im Gesichtsfelde befindlichen, also gleichen äusseren Bedingungen ausgesetzten Schwärmzellen derselben Pflanze bewegen sich ungleich schnell: die Zellen von Tetraspora lubrica z. B. durchlaufen bei 14° C. den Raum von $^1/_8$ Mill. in 1,2 bis 2,4 Sec. und drehen sich, an der oberen oder unteren Glasplatte anstossend, einmal in 0,3 bis 1,8 Sec. um. — Die Wärme beschleunigt auch diese Bewegungen der protoplasmatischen Gebilde. Nach Unger[2]) legten die Schwärm-

1) Nägeli, Beiträge zur wiss. Bot. II. p. 96.
2) Unger, Anat. u. Physiol. der Pflanzen. 1855. p. 409.



sporen von Vaucheria eine Weglänge von 1 Zoll in 63 bis 65 Sec. zurück, und Pringsheim giebt an, dass die von Achlya prolifera[1]) in wenigen Stunden einen Weg von 4 Zoll zurücklegten.

Das Licht scheint nach Nägeli keinen Einfluss auf die Schnelligkeit zu haben, dafür wirkt es aber auf die Richtung der Bewegung; wird ein Teller, der Schwärmsporen enthält, vollständig bis zum Rande mit Wasser gefüllt, so ziehen sie sich an den dem Fenster zugekehrten Rand; ist das Gefäss nicht voll, so thun sie dasselbe, wobei sie in den Schlagschatten des nach dem Fenster liegenden Randes gerathen, daraus hatte Treviranus gefolgert, sie suchten diesen auf, Nägeli bemerkt aber schlagend, dass sie alsdann den Schatten durch das Licht hindurch suchen müssten, was doch nicht wohl anzunehmen ist: in klaren gläsernen Gefässen, wie ich oft beobachtete, ziehen sie sich immer der nach dem Licht gekehrten Wandung zu. Nägeli füllte eine 3 Fuss lange Glasröhre mit von Schwärmern der Tetraspora grünem Wasser, und umwickelte dieselbe mit Ausnahme des unteren Endes ganz mit schwarzem Papier; die Glasröhre stand senkrecht, nur ihr Grund war beleuchtet und nur von hier drangen die Lichtstrahlen in den übrigen Raum ein. Nach einigen Stunden befanden sich alle Zellen in dem unteren Ende und zwar alle herumschwärmend, das Wasser oberhalb war farblos. Nun wurde das untere Ende umwickelt, das obere frei gelassen. Die Schwärmzellen stiegen alsbald empor und sammelten sich an der Oberfläche des Wassers (Nägeli, a. a. O. p. 102). Indessen scheint nach mehrfachen Versuchen Nägeli's der Einfluss des Lichts durch verschiedene Umstände modificirt zu werden. — Nach Cohn findet bei Ausschluss des Lichts keine bestimmte Stellung der Axe der Schwärmsporen statt[2]); die Rotation um die Längsaxe wird nach ihm ebenfalls durch das Licht bestimmt: »Während im Dunklen die grünen Organismen sich ebenso gut von rechts nach links, als von links nach rechts drehen, und oft mit ihren Richtungen abwechseln, wird durch das Licht bei ihnen eine bestimmte Drehungsrichtung inducirt, bei den von ihm bisher studirten Arten entgegengesetzt dem Laufe des Uhrzeigers, aber gleichläufig der Rotation der Erde (wenn der Nordpol als oben betrachtet wird).« Nur die stärker brechbaren Strahlen wirken in diesem Sinne nach Cohn auf die Bewegung, die schwächer brechbaren verhalten sich wie Dunkelheit; die Schwärmer schwimmen den blauen Strahlen (deren Quelle) entgegen, die rothen verhalten sich wie totale Finsterniss. — Die Antherozoidien der Fucaceen wenden sich nach Thuret gewöhnlich dem Lichte zu, doch fliehen es auch manche[3]).

Dass die Cilien die Bewegungsorgane seien, ist, obgleich nicht streng bewiesen, doch wahrscheinlich; es wird noch dadurch wahrscheinlich, dass nach Thuret die Antherozoidien von Polysiphonia und anderen Florideen keine Cilien besitzen, sich aber auch nicht bewegen[4]). Wichtiger scheint mir in diesem Sinne Pringsheim's Beobachtung, der die Fäden der Achlyaschwärmer sich noch bewegen sah, wenn die Zelle selbst schon zur Ruhe gekommen war[5]); es beweist dies, dass die Bewegung der Cilien eine selbständige ist, und nicht durch passive Verbiegungen beim Schwimmen der Zellen hervorgebracht wird. — Unter der stillschweigenden Voraussetzung, dass die Cilien die Bewegungsorgane sind, durch welche der Zellenkörper nachgeschleppt und in Rotation versetzt (bei Umkehrung also auch rückwärts gestossen) wird, hat Hofmeister[6]) andeutungsweise eine Erklärung der Mechanik dieser Bewegungen versucht, indem er die Schwingungen der Cilien unter denselben Gesichtspunct bringt, den er für die Protoplasmaströmung geltend macht, »sie würden als Bewegungen von Protoplasmasträngen aufzufassen sein, deren Aenderung der Imbibitionsfähigkeit, somit

1) Pringsheim, Verhandl. der Leopoldina. 15. Bd. I. Abth. p. 435.
2) Cohn, Schlesische Gesellschaft f. vaterl. Cultur in der Sitzung 19. October 1864.
3) Thuret, Ann. des sc. nat. 1851. T. XVI. p. 9.
4) Ibidem p. 15.
5) Pringsheim, a. a. O. p. 436.
6) Hofmeister, Flora. 1865. p. 11.

des Volumens bestimmter Stellen, und folglich Aenderungen der Richtung und Gestalt, äusserst schnell und energisch vor sich gehen.«

Nicht ohne Berücksichtigung darf die Thatsache bleiben, dass die Schwärmer und Spermatozoiden ihre Bewegung schon beginnen, bevor sie noch frei im Wasser sind. Bei sich theilenden Palmellaceen sah ich am frühen Morgen die Bewegung oft schon beginnen, wenn die Theilung noch lange nicht beendigt war, die noch in der Mitte zusammenhängenden Tochterzellen zitterten lebhaft und begannen nach völliger Trennung innerhalb der Mutterzellhaut zu wimmeln. Das Wimmeln ist wohl überhaupt dieselbe Bewegung wie die der frei herumschwimmenden Zellen, nur gehemmt durch beständiges Gegeneinanderstossen der Gonidien innerhalb des engen Raums der Mutterzellhaut. Eine ähnliche Erscheinung ist die Bewegung der Spermatozoiden innerhalb ihrer Zellhaut, bevor sie dieselbe durchbrechen; Thuret[1]) sagt von denen der Charen: »On voit les anthérozoides s'agiter et se réplier en tout sens à l'interieur des articles (Zallabtheilungen der Antheridien), où ils sont renfermés; après des efforts plus ou moins longs, ils s'échappent au déhors par un mouvement brusque, pareil à l'élasticité d'un ressort, qui se detend.« Auch bei den Pellien, Farnen, Pilularien ist nach Hofmeister das Spermatozoid schon in kreisender Bewegung, bevor es aus seiner Zellhaut ausschlüpft[2]).

β) Die Bewegungen der Oscillarien, Phormidien, Spirulinen, Vibrionen und Spirillen beruhen nach Nägeli[3]) nicht, wie man früher glaubte, auf Krümmungen, welche sie nach verschiedenen Richtungen hin ausführen; vielmehr sind diese fadenförmigen (aus Zellenreihen zusammengesetzten) Gebilde starr, ihre Form verändert sich bei der Bewegung nicht, und diese beruht wie bei den Schwärmern und Spermatozoiden auf einer Drehung um die eigene Axe und einem damit verbundenen vorwärts oder rückwärts Schieben; der Anschein der Krümmungen wird hervorgebracht dadurch, dass die fadenförmigen Gebilde selbst eine gekrümmte, schraubenartige Form besitzen, die aber als solche starr ist; bei Oscillaria und Phormidium ist indessen die Schraubenwindung nur am Ende vorhanden, während der mittlere Theil des Fadens gerade gestreckt ist. Diese Schraubenwindung hat nur selten einen ganzen oder zwei Umläufe, meist nur einen halben. Die Drehung des Fadens um seine Axe bringt nun den Anschein schlängelnder Bewegungen hervor, wie bei jeder sich drehenden Schraube, und zumal bei den Oscillarien und Phormidien hat diese Drehung etwas Auffallendes, da der Schein entsteht, als ob sich das Ende des Fadens suchend hin und her krümmte; die wahre Bewegung desselben besteht aber darin, dass das schraubige Ende bei der Rotation des ganzen Fadens ungefähr eine Trichterfläche beschreibt.

Auch bei den Oscillarien kann ein schnelleres Vorwärtsgehen mit langsamer Drehung und umgekehrt verbunden sein. Eine Axendrehung wurde bei O. docens durchschnittlich in 6 Sec., bei O. limosa in 20 bis 60 Sec.; bei O. membranulosa in 8 bis 40 Sec. (bei 26° C.) vollendet. Frei liegende kürzere Fäden von O. limosa legten fortschreitend $^1/_{10}$ Mill. in 6 bis 9 Sec. zurück[4]). Sie rückten gewöhnlich während 2 bis 3 Minuten und mit 2 bis 6 Umdrehungen nach einer Seite hin fort, dann gingen sie in entgegengesetzter Richtung. — Auch bei Phormidium vulgare bewegen sich die Fäden innerhalb der Scheiden (ähnlich wie bei Oscillaria) aber langsamer, als wenn sie frei sind. Ein 160 Mikromill. langes, 5,5 Mikromill. dickes Fadenstück rückte in seiner Scheide bald vor- bald rückwärts: 10 Mikromill. wurden bei 26° C. durchlaufen in 30, 50, 90, 120, 190 Sec. Nägeli schiebt diese Ungleichheit auf die ungleichen Reibungswiderstände. Die Scheide des Fadens lag unterdessen ruhig. — Auf dem abwechselnden Hin- und Hergehen der schraubigen Fäden beruht nach Nägeli auch

---

1) Thuret, a. a. O. p. 19.

2) Hofmeister, »Vergleichende Untersuchungen über die höheren Kryptogamen.« Leipzig 1851. p. 16, 80, 105. Vergl. ferner: Hanstein in Jahrb. f. wiss. Bot. IV. p. 9 ff.

3) Nägeli, Beiträge z. wiss. Botanik. II. p. 88 ff.

4) Nägeli, a. a. O. p. 90.



das sog. Strahlen der Oscillarien, wenn ein Klumpen derselben im Wasser liegt. Die einem Strahlenkranz ähnliche Anordnung, welche sie nach einiger Zeit annehmen, ist die Folge davon, dass die Fäden nach aussen hin geringere Reibungswiderstände finden, nach innen hingleitend aber anstossen.

γ) Ueber die Neigung der Oscillarien und Phormidienfäden sich in Häute zusammenzulegen, welche die Gefässwandungen sackartig überziehen (nachdem die Fäden vorher im Wasser gleichmässig vertheilt worden sind), ebenso über die der Schwärmsporen mehrerer Algen im Wasser eigenthümliche Gruppen zu bilden, innerhalb deren die einzelnen Individuen lebhaft bewegt sind, ist Nägeli's mehrfach citirte Abhandlung nachzusehen.

δ) Die Bewegungen, welche die zusammengezogenen Zellinhalte der Conjugaten vor der Conjugation ausführen, um sich einander zu nähern, die Kräfte, durch welche die beiden Theile zusammengetrieben werden, bis sie sich berühren und zusammenfliessen, sind unbekannt und machen den Eindruck, als ob hier Kräfte thätig wären, welche auf messbare Entfernungen hin wirken. Auch die Ansammlung der Spermatozoiden auf dem unbefruchteten Ei des Fucus[1]) und auf dem Trichter der Macrosporen von Marsilea[2]), wo sie sich zu Hunderten ansetzen, beruht auf unerforschten Verhältnissen. Zu der Annahme einer in messbare Ferne wirkenden Kraft würde man doch erst dann seine Zuflucht nehmen, wenn kein anderer Ausweg sich findet.

---

1) Thuret, Ann. des sc. nat. 1857. VII. p. 39. 40.
2) Hanstein: in Jahrb. f. wiss. Bot. IV. p. 15.

XIII.

Gewebespannung.

Dreizehnte Abhandlung.

Bewegungen, welche auf der Spannung schwellender und passiv gedehnter Schichten eines Gewebes oder einer Zellhaut beruhen.

a. Grunderscheinungen.

§ 121. Differenzirung der Gewebe und der Zellhaut in schwellende und passiv gedehnte Schichten. Den gedankenreichen Arbeiten Hofmeister's[1]) verdankt man die Kenntniss und die richtige Würdigung der Thatsache, dass bei dem Hervortreten eines Pflanzenorgans aus dem frühesten Knospenzustande die Gewebe desselben sich sondern in solche, welche ein Streben zur Ausdehnung nach allen Richtungen besitzen und in solche, welche dadurch passiv gedehnt sind und der Schwellung jener das Gleichgewicht halten. Werden diese einander spannenden, mit einander verwachsenen Schichten vollständig getrennt, die Spannung also aufgehoben, so folgen die schwellenden Schichten ihrem Ausdehnungsstreben und nehmen andere Dimensionen an; bei den passivgedehnten Schichten dagegen, deren Elasticität der Schwellung jener vorhin das Gleichgewicht hielt, tritt nun sofort eine durch diese Elasticität bewirkte Zusammenziehung ein, indem sie, ähnlich einem gedehnten Kautschukstreifen nach dem Aufhören der ihnen fremden dehnenden Kraft, in ihre eigene Gleichgewichtslage sich zurückziehen.

Das schwellende Gewebe eines wachsenden Pflanzentheils ist im Allge-

---

1) Da es nöthig ist, seine betreffenden Arbeiten oft zu citiren, so werde ich dieselben mit römischen Ziffern bezeichnen, nämlich I. (Ueber die Beugung saftreicher Pflanzentheile durch Erschütterung, in den Berichten der K. Sächs. Gesellsch. der Wiss. 1859); II. (Ueber die durch Schwerkraft bewirkten Richtungen von Pflanzentheilen, ebenda 1860) und III. (Ueber die Mechanik der Reizbewegungen von Pflanzentheilen, in Flora 1862. Nr. 32 f.).

meinen das Parenchym der Rinde, des Markes, des Mesophylls; die dadurch passiv gedehnten Schichten sind die Cuticularschichten der Epidermis und die Fibrovasalstränge. Doch können auch verchiedene Schichten einer Parenchymmasse gegen einander gespannt sein und ebenso kann innerhalb passiv gedehnter Schichten eine Spannung der äusseren gegen die inneren Partien bestehen.[1]

Auch bei einzelligen Organen tritt eine ähnliche Schichtenspannung ein, indem die äusseren cuticularisirten Schichten früher aufhören sich durch Intussusception zu vergrössern oder doch dies langsamer thun, als die inneren; die äusseren Schichten werden daher durch die inneren passiv gedehnt bis die Elasticität der ersteren dem Ausdehnungsstreben dieser das Gleichgewicht hält. Eine künstliche Trennung der gespannten Schichten ist hier nicht wohl ausführbar, die Thatsache kann aber aus verschiedenen Erscheinungen erschlossen werden. So zeigte Hofmeister (II. 180), dass ein Längsstreif, aus der Wand einer nicht allzu jungen Stengelzelle von Nitella oder Cladostephus isolirt, sich concav nach aussen krümmt, ähnlich also wie diess ein Längsstreif eines aus differenzirten Geweben bestehenden Stammes thut, die Krümmung rührt im ersten Fall von der Ausdehnung der inneren Zellhautschicht, im anderen von der Streckung der inneren Parenchymschichten her. Wird eine jener Zellen einseitig der Länge nach aufgeschlitzt, so klaffen die Ränder, weil die innere Hautschicht sich in Richtung der Tangenten des Querschnitts ausdehnt und die Krümmung der Cylindermantels zu verringern strebt; das Gleiche geschieht bei einseitig der Länge nach aufgeschlitzten hohlen Blattstielen und Internodien z. B. von Cucurbita und Allium Cepa, auch hier verhält sich das Parenchym zur Epidermis, wie dort die innere schwellende Hautschicht zur äusseren passivgedehnten.

In allen Fällen, wo bisher eine Zusammenziehung eines Pflanzenorganes beobachtet, und von manchen Beobachtern auf sogenannte Contractilität zurückgeführt wurde, liess sich dieses Verhalten darauf zurückführen, dass in dem Organe schon vorher eine Spannung zwischen schwellenden und elastischen, passiv gedehnten Schichten vorhanden war, so dass die Zusammenziehung einfach auf eine Steigerung der Elasticität oder auf eine Verminderung (oder Vernichtung) der Schwellung zurückgeführt werden konnte; im letzten Falle beruht die Zusammenziehung also nur auf dem Nachlassen der Spannung, durch welche die Elasticität der passiv gedehnten Schicht Gelegenheit findet, in Action zu treten[2].

Die Ausdehnung eines Organs nach einer Richtung hin kann mit Erschlaffung oder mit Steigerung der Gesammtspannung in ihm verbunden sein; ersteres wird eintreten, wenn die Zunahme der betreffenden Dimension auf einer gesteigerten Dehnbarkeit oder auf Längenwachsthum der passiven Schichten beruht, die Zunahme der Gesammtspannung erfolgt dagegen, wenn die Verlängerung der betreffenden Dimension durch Zunahme der Schwellung bewirkt wird.

Bei ungefähr cylindrischen Organen mit starkem Längenwachsthum (Internodien, Blattstiele) eilt das Parenchym anfangs den passiven Schichten im Wachs-

1) Beispiele s. § 126. III.

2) Es ist Hofmeisters Verdienst, auf diese Weise auch aus diesem Gebiet den unklaren Begriff der Contractilität verscheucht zu haben.



thum immer mehr voraus, so dass mit zunehmender Gesammtlänge auch die Gesammtspannung sich steigert, endlich wird ein Maximum der Spannung erreicht, von da ab wird mit zunehmendem Alter des betreffenden Theils der Unterschied in der Geschwindigkeit der Wachsthums des passiven und schwellenden Schichten wieder geringer, die Spannung vermindert sich. Man beobachtet dies, wenn man die Internodien eines in lebhaftem Längenwachsthum begriffenen Stammes von der Knospe aus abwärts untersucht, aber derselbe Vorgang kann an einem einzelnen Internodium stattfinden, dann findet man seinen Gipfeltheil noch spannungslos, die mittleren Partien gespannt, die unteren bereits starr oder mit verringerter Spannung; die Stelle des Spannungsmaximums rückt von unten nach oben vor.

In vielen Fällen bleibt aber die einmal erreichte Spannung der schwellenden und passiven Schichten lange Zeit fast stationär, derartige Organe sind alsdann längere Zeit hindurch einer Aenderung ihrer Spannungsverhältnisse zugänglich und somit beweglich; in minderem Grade tritt dies an der Basis sehr vieler Internodien und Blattstiele, in sehr hohem bei den Knoten der Gräser und den Bewegungsorganen der periodisch beweglichen Blätter hervor.

Die Krümmung eines aus gespannten Schichten bestehenden Organs nach rechts oder links hin kann entweder mit Zu- oder Abnahme der Gesammtspannung verbunden sein. Eine Erschlaffung wird eintreten, wenn die z. B. nach links convexe Krümmung hervorgerufen wird, durch Verminderung der Elasticität der trägen Schicht links, oder durch deren Längenwachsthum, oder durch Abnahme der Schwellung der rechten Seite; eine Steigerung der Gesammtspannung wird bei der gleichsinnigen Krümmung eintreten, wenn sie hervorgerufen ist durch Zunahme der Elasticität der passiven Schicht rechts oder durch Zunahme der Schwellung links. — Wenn es also darauf ankommt, die Ursache einer auf Gewebespannung beruhenden Krümmung eines Organes kennen zu lernen, so wird man immer zunächst zu untersuchen haben, ob der Vorgang mit einer Steigerung oder Verminderung der Gesammtspannung im Gewebesystem verbunden ist. Die Beachtung zumal dieses Umstandes war es, wodurch Brücke's Untersuchungen über die Bewegungen der Mimosenblätter folgenreich für die Wissenschaft wurden.

Wenn an einem Organ die Spannung der Gewebeschichten nur kurze Zeit anhält, wie bei den meisten Internodien, so werden auch Krümmungen desselben durch Spannungsunterschiede, welche durch einseitig wirkende Ursachen hervorgerufen werden, nur während kurzer Zeit möglich sein; die einmal durch irgend eine Ursache hervorgerufene Krümmung kann an solchen Organen leicht eine bleibende werden, wenn nämlich in dem gekrümmten System die Spannungen durch das Wachsthum selbst sich ausgleichen (Aufwärtskrümmung und heliotropische Krümmung, Einrollung der Ranken, Umwickelung der Stützen durch Ranken und schlingende Stämme). Ist dagegen die Gewebespannung in einem Organ stationär, so können Ursachen, welche die Schwellung der einen oder die Elasticität der anderen Schichten desselben einseitig ändern, auch wiederholt Krümmungen bewirken, wenn sie nämlich bald in dem einen bald im anderen Sinne thätig sind (periodisch bewegliche und sogenannte reizbare Organe).

Statt der Krümmungen in einer Ebene, wie wir sie stillschweigend bisher

voraussetzten, können aber an einem z. B. cylindrischen Organe auch Drehungen vermöge der Gewebespannung eintreten, nämlich dann, wenn die Aenderung der Elasticität oder die der Schwellung nicht parallel mit der Axe des Systemes sondern schief gegen dieselbe so erfolgt, dass die Steigerung oder Verminderung der Schwellung oder der Elasticität den Cylinder schraubenförmig umläuft (Drehung der Nitellenschläuche, der etiolirten und der schlingenden Internodien, wenn diese keine Stütze finden; auch periodisch bewegliche und reizbare Blattorgane machen ihre Bewegung zuweilen drehend) z. B. die Polster an den Blättchen der Mimosen.

Die Erscheiuung, dass längs gespaltene wachsende Stengel ihre Hälften klaffend concav nach aussen krümmen, konnte den Beobachtern nicht entgehen, und sie wurde in der That auf eine Spannung der inneren und äusseren Schichten zurückgeführt, ohne dass es vor Hofmeister Jemand unternommen hätte, diese Grunderscheinung genauer zu untersuchen.[1])

Klarer als durch die Betrachtung der Krümmung gespaltener Organe, tritt die Gewebespannung dann hervor, wenn man die einander spannenden Schichten vollständig trennt und ihre Dimensionen vergleicht, nachdem jede Schicht ihre Spannung (fast momentan) ausgeglichen hat. So fand Hofmeister (I. 194): bei

Vitis vinifera.

Verschiedene Sprossen.	Länge des unverletzten Stückes.	Länge der abgelösten Rinde desselben.	Länge des abgelösten Holzes desselben.	Länge des Markes allein.
I.	94	91,5	89,3	97,404
II.	112,49	111	110	116,15
III.	100,1	98	95	104
IV.	114,16	113,5	112	119.

In diesen Fällen war also das Holz, (mit sich selbst im Gleichgewicht betrachtet) kürzer als die Rinde, also durch das Mark stärker gedehnt als diese; während meine folgenden Messungen an Nicotiana umgekehrt eine stärkere passive Dehnung der Rinde als des jungen Holzes nachweisen.

Die beiden folgenden Beobachtungsreihen habe ich an kräftigen Pflanzen von Nicotiana Tabacum gemacht, deren Inflorescenz eben anfing frei hervorzutreten, während der 2 Fuss hohe Stamm noch kaum seine halbe definitive Höhe erreicht hatte; die oberen Internodien begannen erst sich rascher zu strecken, die mittleren waren in raschestem Wachsthume, die unteren bereits starr und verholzt. Es wurden je 2 — 4 Internodien des völlig geraden Stammes (und nur ein solcher ist hier zu verwenden) abgeschnitten, die Schnittfläche genau rechtwinkelig zur Axe gemacht und zunächst auf steifem Papier die Länge des ganzen Stückes durch zwei Puncte mit Bleistift bezeichnet, sodann die Rinde sammt Epidermis abgezogen und ihre Länge ebenso notirt, dasselbe mit abgezogenen Holzstreifen (ohne Rinde) ausgeführt. Endlich wurde aus dem dicken saftigen Mark durch 4 Längsschnitte die axile Partie isolirt und ebenso gemessen. Die Internodien sind von dem untersten Aste der jungen Inflorescenz an abwärts gezählt.

Nummer der Internodien.		absol. Länge in Millim.	das Ganze = 100 gesetzt.	procentische Differenz der Länge von Mark und Rinde.
I. — IV.	ganz	68	100	
	Rinde	64	94,1	8,8
	Holz	67	98,5	
	Mark	70	102,9	

1) Johnson (Ann. des sc. nat. II. Sér. IV. p. 321); Schleiden (Grundzüge 2. Aufl. Bd. 2.

Nummer der Internodien.		absol. Länge in Millim.	das Ganze = 100 gesetzt.	procentische Differenz der Länge von Mark und Rinde.
V. — VII.	ganz	98	100	
	Rinde	95	96,9	6,6
	Holz	97	98,9	
	Mark	101,5	103,5	
VIII. — IX.	ganz	102	100	
	Rinde	98,5	96,56	4,4
	Holz	100,5	98,5	
	Mark	104	100,96	
X — XI.	ganz	103	100	
	Rinde	99,5	96,6	5,8
	Holz	102,5	99,5	
	Mark	105,5	102,4	

Die Zahlen der 1. und 2. Columne zeigen übereinstimmend, dass die (nicht gespannte) Länge der Schichten von der Oberfläche der Internodien nach der Axe hin zunimmt, d. h. das Holz ist länger als die Rinde und das Mark länger als das Holz; daraus resultirt offenbar in dem unverletzten Stück eine stetig von aussen nach innen zunehmende Spannung und dass in der That eine solche Stetigkeit besteht, zeigt die Beobachtung, dass jede Schicht in sich selbst wieder eine entsprechende Spannung zeigt, denn sowohl die abgezogene Rinde, als auch das abgezogene noch weiche Holz krümmte sich energisch nach aussen concav; diese Spannung setzt sich aber auch auf das sehr dicke Markparenchym fort; denn hat man dasselbe von allem Holz durch Abziehen (nicht Abschneiden) befreit, was sich hier sehr leicht thun lässt, und schneidet man einen äusseren Längsstreifen ab, so krümmt sich auch dieser concav nach aussen. — Die dritte Columne, welche die Differenzen zwischen der wahren Länge des Markes und der Rinde angiebt, zeigt, dass die Gesammtspannung mit dem Wachsthum zuerst abnimmt, dann aber eine kleine Steigerung erfährt. Noch deutlicher tritt der Wechsel der Spannung mit zunehmendem Alter der Internodien bei der folgenden Beobachtungsreihe hervor; hier war das oberste Internodium noch jünger als vorhin und man bemerkt zuerst eine Steigerung, dann eine Abnahme, endlich noch einmal eine Steigerung der Gesammtspannung; es wurde hier die Länge des Holzes nicht mit bestimmt. Die Messungen machte ich in derselben Weise wie bei dem vorigen Exemplar:

Nicotiana Tabacum:

Nummer der Internodien von oben gezählt.		absol. Länge in Millim.	das ganze Stück = 100 gesetzt.	procentische Differenz der Länge von Mark und Rinde.
I. — II.	ganz	85	100	
	Rinde	83,2	97,8	4,5
	Mark	87	102,3	
III. — IV.	ganz	129,5	100	
	Rinde	128	98,8	5,4
	Mark	135	104,2	
V. — VII.	ganz	156,5	100	
	Rinde	155,0	99	3,8
	Mark	161	102,8	

---

p. 543.); Ratschinsky (Ann. des sc. nat. IV. Sér. T. IX. p. 164) werden von Hofmeister (II. 179.) citirt.

Nummer der Internodien von oben gezählt.		absol. Länge in Millim.	das ganze Stück = 100 gesetzt.	procentische Differenz der Länge von Mark und Rinde.
VIII. — IX.	ganz	110	100	
	Rinde	108	98,2	4,5.
	Mark	113	102,7	

Sehr deutlich und übereinstimmend beobachtet man bei Sambucus nigra die Zunahme und Abnahme der Gesammtspannung, wenn man von jungen zu älteren Internodien übergeht. Es wurden nur Internodien mit noch völlig saftigem Mark beobachtet und ebenso wie die von Nicotiana behandelt.

Sambucus nigra.

Nummer der[1] Internodien abwärts gezählt.		absol. Länge in Millim.	das Ganze = 100 gesetzt.	procentische Differenz von Mark und Rinde.
I.	ganz	88	100	
	Rinde	87	97,4	
	Holz	87	97,4	6,6
	Mark	89,5	104,0	
II.	ganz	72	100	
	Rinde	70,5	98	
	Holz	70	97,2	7,5
	Mark	76	105,5	
III.	ganz	67,5	100	
	Rinde	66,5	98,5	
	Holz	67,5	100	3,0.
	Mark	68,5	101,5	

Die Spannung zwischen Holz und Rinde ist hier sehr unbedeutend, desto grösser ist sie zwischen Rinde sammt Holz einer- und Mark anderseits. — Eine ähnliche Steigerung und Abnahme der Spannung mit dem Längenwachsthum zeigt auch folgende Reihe, wo Holz und Rinde zusammen abgezogen und gemessen wurden:

Sambucus nigra.

Nummer der Internodien abwärts gezählt.		absol. Länge in Millim.	das Ganze = 100.	procentische Differenz.
I.	ganz	50,6	100	
	Rinde u. Holz	50,3	99,4	4,3.
	Mark	52,5	103,7	
II.	ganz	77,5	100	
	Rinde u. Holz	76,3	98,4	6,76.
	Mark	81,5	105,16	
III.	ganz	73,5	100	
	Rinde u. Holz	73,5	100	0,9.
	Mark	74,0	100,9	

1) Hier und im Folgenden begann die Zählung mit dem jüngsten, der Beobachtung zugänglichen Internodium.



Sambucus nigra.

Hier wurde nur die Rinde und ein axiler Markstreif verglichen.

Nummer der Internodien abwärts gezählt.		absol. Länge in Millim.	das Ganze = 100.	procentische Differenz.
I.	ganz	38,5	100	
	Rinde	38,0	98,7	7,8.
	Mark	41,0	106,5	
II.	ganz	69,0	100	
	Rinde	68	98,5	11,6.
	Mark	76	110,1	
III.	ganz	84	100	
	Rinde	83,5	99,4	2,9.
	Mark	86	102,3	

Zwei fast ausgewachsene Blattstiele von Begonia (sp) 88,5 und 82 Mill. lang zeigten folgende Verhältnisse, wenn die Länge des Ganzen = 100 gesetzt wird:

	Länge des Ganzen	der Epidermis	des Parenchyms sammt Gefässbündeln	Markparenchym allein.
I.	100	98,6	?	105.08
II.	100	97,56	101,8	105,1.

Blattstiele von Rheum undulatum.

Länge	jüngerer Stiel	älterer Stiel
des Ganzen	303,5 Mill.	312 Mill.
der Epidermis	290 »	300,5 »
des Parenchyms mit Gefässbündeln	308 »	317,0 »
des axilen Streifs (Parenchym mit Gefässbündeln)	311 »	322 »
eines einzelnen Gefässbündels aus der Mitte		311 »

Die bisher mitgetheilten Messungen zeigen, dass die Rinde (Epidermis) und das Holz zu kurz sind für das darin enthaltene Mark; nicht ganz so leicht ist es, sich zu überzeugen, dass auch der Umfang der Rinde und des Holzes zu eng ist für den Umfang, den das Mark einzunehmen sucht. Messungen sind darüber noch nicht gemacht. Doch fliesst diese Folgerung aus der Thatsache, dass bei Internodien von Nicotiana, in denen Spannungen der Länge nach bestehen, auch eine einseitige Aufschlitzung, welche Epidermis, Rinde, Holz und Mark trifft, ein Klaffen der Wunde bewirkt, also eine Verminderung der Krümmung, ein Streben des Inneren nach aussen sicher anzeigt; noch auffallender ist das Klaffen bei hohlen Stengeln (Cucurbita und Allium) oder hohlen Blattstielen (Cucurbita).

An kleineren Stücken lassen sich die Spannungen der Schichten sowohl der Länge nach als im Umfang leicht sichtbar machen, wenn man aus dem Organ einen die Axe enthaltenden Längsschnitt und einen Querschnitt neben einander auf einen Objectträger legt, einen Tropfen Wasser aufsetzt und dann verschiedene Schnitte mit einem scharfen Messer anbringt. In dieser Weise wurden die Präparate, welche in den folgenden Figuren dargestellt sind, gewonnen.

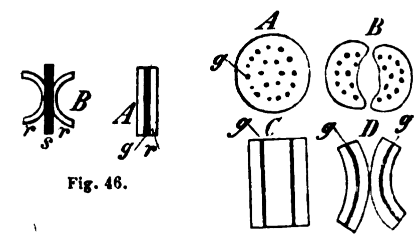


Fig. 46.

Fig. 47.

Fig. 46. *A* Längsschnitt des hypocotylen Gliedes einer Keimpflanze von Sinapis arvensis, *r* Rinde, *g* Fibrovasalstränge; *B* die Rinde *r*, beiderseits durch einen Längsschnitt isolirt, hat sich nach aussen gekrümmt.

Fig. 47. Blattstiel von Begonia (sp.). *A* Querscheibe, *g* Gefässbündel; *B* Querscheibe diametral durchschnitten; die Schwellung (unter Wassereinsaugung) bewirkt hier eine stärkere peripherische Ausdehnung der äusseren, als der

inneren Schichten[1]); *C* Längsschnitt, *g* Gefässbündel; *D* derselbe längs halbirt, die stärkste Dehnung liegt hier in der mittleren Partie längs der Axe.

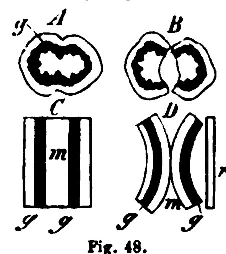


Fig. 48.

Fig. 48. Aus dem epicotylen Glied der Keimpflanze von Phaseolus multiflorus; in der diametral durchschnittenen Querscheibe *B* ist auch hier die stärkste Dehnung nicht im Mark, sondern in den weiter nach aussen liegenden Schichten; in dem Längsschnitt liegt dagegen die stärkste Schwellung längs der Axe im Mark *m*, die abgetrennte Rinde *r* bleibt gerade.

Fig. 49. Aus dem Bewegungsorgan des Blattstiels von Phaseolus multiflorus; *A* Längsplatte, *g* der Fibrovasalkörper; *ss* das schwellende Gewebe; *B s* rechts das schwellende Gewebe isolirt; nach innen concav; *s* links, dasselbe der Länge nach halbirt, die

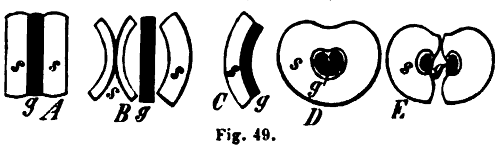


Fig. 49.

innere Hälfte nach innen, die äussere nach aussen gekrümmt; eine mittlere, der Oberfläche näher liegende und ihr parallel laufende Schicht dieses Schwellungsgewebes zeigt also die stärkste Schwellung; von hier nimmt die Letztere nach der Axe des Organs hin ab: auch im Fibrovasalkörper besteht eine Spannung in demselben Sinne; schneidet man ihn (*g* in *B*) der Länge nach durch, nachdem er von dem Schwellkörper befreit ist, so krümmen sich beide Hälften concav nach innen[2]). — *C* die eine Seite des Schwellkörpers sammt dem Gefässbündelstrang, der von jenem gekrümmt wird, wenn die andere Seite des Schwellgewebes ihm nicht das Gleichgewicht hält. — *D* Querscheibe desselben Organs, *s* Schwellkörper, *g* Fibrovasalstrang; *E* dasselbe diametral durchschnitten: der Schwellkörper dehnt sich in peripherischer Richtung aus, am stärksten in seiner mittleren Region zwischen dem axilen Strang und der Peripherie. — Der Schwellkörper ist also sowohl in Richtung der Axe wie in den tangentialen Richtungen zu gross, sowohl für den axilen Strang wie für die Epidermis: beide wurden durch ihn passiv ausgedehnt, er selbst von beiden in seiner Ausdehnung gehemmt.

§ 122. Von dem Zustand der in Spannung befindlichen schwellenden und passiv gedehnten Gewebe würde man erst dann eine klare Vorstellung sich bilden können, wenn man wüsste, welche Veränderungen die anderen Dimensionen (in tangentialer und radialer Richtung) derselben erleiden in dem Augenblick, wo die Spannung durch völlige Trennung der Schichten aufgehoben wird, und wo die schwellenden sich verlängern, die passiv gedehnten sich verkürzen. Ob das schwellende Mark nach seiner Befreiung von den passiv gedehnten Schichten, wo es sich verlängert, zugleich dicker oder dünner wird, oder ob es seinen Querdurchmesser nicht verändert, ist unbekannt; ebenso ist es noch nicht untersucht, ob die isolirte Epidermis während ihrer elastischen Zusammenziehung in der axilen Richtung sich zugleich in der tangentialen ausdehnt, zusammenzieht oder gleichbleibt. Die Veränderung der Gewebe bei ihrer Trennung, wie sie im vorigen Paragraphen beschrieben wurde, kann auf einer Volumenänderung jeder Zelle, oder auf einer blossen Formänderung, oder auf beiden gleichzeitig beruhen, am wahrscheinlichsten dürfte das Letztere stattfinden. Die Veränderun-

1) Dieses Verhalten bedarf einer weiteren genaueren Untersuchung.
2) Sachs, Bot. Zeitg. 1857. p. 800. Taf. XII. Fig. 11.



gen, welche ein zusammengedrückter oder passiv gedehnter Metallstab oder Kautschukstreifen erfährt, können nicht ohne Weiteres zur Beurtheilung des Spannungszustandes der Gewebe benutzt werden, da es sich hier um Gebilde handelt, welche in ihrer Molecularstructur von jenen wesentlich abweichen.

Indessen lassen sich doch zwei Sätze mit Bestimmtheit hinstellen, nämlich 1) dass die Verlängerung der schwellenden die Verkürzung der elastischen und passiv gedehnten Gewebe im Augenblick der Isolirung und Aufhebung der Spannung ohne eine wesentliche Gewichtsveränderung, d. h. ohne Aufnahme und ohne Abgabe von Wasser stattfindet, und 2) dass die Veränderung der Dimensionen zum weitaus grössten Theil auf Rechnung der Zellhäute, nicht aber auf die der Zellinhalte zu setzen ist.

Der erste dieser Sätze leuchtet sofort ein, wenn man sich den Verlauf des Hauptversuchs im vorigen Paragraphen vergegenwärtigt; ein oben und unten abgeschnittener Blattstiel von Rheum z. B. oder ein entlaubtes junges Stammstück von Nicotiana wird, indem es von Luft umgeben ist, seiner Epidermis, resp. seiner Epidermis, Rinde und Holzes durch blosses Abziehen entkleidet; die abgezogenen Schichten haben dabei keine Gelegenheit eine merkliche Quantität Wasser zu verlieren, indem sie sich elastisch verkürzen, das befreite Parenchym hat noch weniger Gelegenheit Wasser in sich aufzunehmen, während es sich verlängert. Hiermit widerlegt sich sofort die von Dutrochet überall zu Grunde gelegte Annahme, als ob Aenderungen der Gewebespannung ausschliesslich durch endosmotische Vermehrung des Zellsafts oder nur durch Austritt desselben bewirkt werden könnten.

Der zweite Satz findet seine Rechtfertigung in der von Hofmeister hervorgehobenen Thatsache, dass Gewebestücke, welche nur aus zerschnittenen oder zerrissenen Zellen bestehen, wo eine Spannung zwischen Zellinhalt und Haut nicht mehr möglich ist, dennoch die Grunderscheinung zeigen, insofern die Häute des Schwellgewebes sich auszudehnen, die des passiv gedehnten sich zusammenzuziehen suchen.

»Die Unrichtigkeit der Ansicht Dutrochet's (dass das active Ausdehnungsstreben eines Gewebes ausschliesslich auf die Spannung zwischen Zellinhalt und Haut zurückzuführen sei), sagt Hofmeister[1]), lässt sich unschwer überzeugend beweisen; stellt man aus den, Bewegungen und Beugungen bewirkenden Geweben Schnitte dar, deren Dicke weniger als den mittleren Durchmesser einer der das Gewebe zusammensetzenden Zellen beträgt, so zeigen die Präparate dieselben Beugungserscheinungen, wie die dickeren Schnitte; die aus Widerstand leistenden Geweben bestehenden Ränder der Präparate, Epidermis, Gefässbündel, Holz, werden concav, die das stärkste Ausdehnungsstreben besitzenden Gewebemassen werden convex. Diese Erscheinungen könnten noch als Nachwirkungen der Spannungsverhältnisse betrachtet werden, welche in der Pflanze obwalteten; setzt man aber zu dem Präparate concentrirte Zuckerlösung, so gleichen sich die Krümmungen der Schnitte mehr oder weniger aus. Da nun die Messerschnitte, durch welche das Präparat dargestellt wurde, alle oder die ungeheure Mehrzahl der Parenchymzellen geöffnet haben, so ist es klar, dass die endosmotische Spannung des Zellinhalts bei diesen Beugungserscheinungen keine Rolle spielen kann; dass ihr Grund vielmehr ausschliessend in Ausdehnung und auf Wasserentziehung eintretender Volumenverminderung der Zellwände gesucht werden muss. Auf's Schlagendste überzeugte ich mich von diesen Erscheinungen an Längsschnitten aus den Blatt-

1) Hofmeister. I. p. 194—195.

kissen von Mimosa pudica und den Kissen der Blättchen von Oxalis tetraphylla, sowie von Phaseolus vulgaris. Die gelungenen Schnitte waren bis zu 80 Zellen lange, bis zu 10 Zellen breite Streifen des wirksamen Parenchyms, auf der einen Seite von der Epidermis begrenzt. Diese krümmte sich concav, wenn der Schnitt frei lag, noch mehr wenn er in Wasser gebracht ward. Die Krümmung glich sich aus durch Zusatz concentrirter Zuckerlösung. Es ist schwieriger, derartige Präparate aus der Beugung (durch Erschütterung) fähigen Sprossen herzustellen. Die Wände der Markzellen von Vitis z. B. sind so zart, dass es nur äusserst selten gelingt, irgend grössere, weniger als eine Zelle dicke Lamellen aus dem Mark zu schneiden. Doch habe ich mich an Vitis vinifera, deutlicher noch an Lactuca sativa überzeugt, dass ein so dünner Schnitt aus dem Marke einige, wenige Holz- oder Gefässzellen, die seitlich ihn begrenzen, concav macht. Sehr leicht dagegen ist die Herstellung überzeugend beschaffener Querschnitte aus dem Rindengewebe von Vitis wegen des beträchtlichen Längsdurchmessers der Mehrzahl der Parenchymzellen desselben.« In seiner späteren Arbeit über die durch Schwerkraft bewirkten Krümmungen hob Hofmeister diese Beobachtungen nochmals hervor und wies noch auf andere in gleicher Richtung liegende hin[1]: »Auf eine ganz mühelose Weise kann man sich aber die Ueberzeugung vom Vorhandensein bedeutender Spannungsdifferenzen in den Zellhäuten, nach gänzlicher Ausschliessung allen Zellinhalts, verschaffen, wenn man von saftreichen Blättern von Monocotyledonen, von Allium, Narcissus, Hyacinthus z. B., die Epidermis vorsichtig abzieht. Man erhält dabei an den Rändern des abgeschälten Epidermisstückes Stellen, welche nur aus der freien Aussenfläche der Epidermiszellen bestehen, die von den Seitenwandungen dieser Zellen abriss; oft verbreiten sich solche Stellen über beträchtliche Strecken der abgelösten Haut. Diese Strecken nun, die nur aus einer Membran bestehen, an denen keine Zellhöhlung und kein Zellinhalt sich befindet, werden in deutlichster Weise nach aussen concav; sie rollen sich, in Wasser gelegt, sogar ein; gleichen, in concentrirte Zuckerlösung gebracht, die Einrollung wieder aus; beides nur etwas minder stark und rasch als die unverletzte Epidermis.« — Ueberzeugende Präparate der von Hofmeister zuletzt genannten Art, erhielt ich auch von den Blättern der Hoya carnosa; hier gelingt es leicht, sehr feine Schnitte der Epidermis von 4—5 Millim. Länge so herzustellen, dass das Präparat nur aus den Aussenwänden der Epidermis besteht, an denen noch die Querwände sitzen. während sämmtliche Innenwandungen abgerissen sind; derartige Streifen zeigen, in Wasser liegend, scharfe Krümmungen concav nach aussen; auch an Längsschnitten der Blattstielepidermis von Rheum undulatum erhält man leicht ähnliche Schnitte. Die Krümmung solcher, blos den Schichtenspannungen der Zellhaut unterliegender Präparate finde ich sogar kräftiger als dort, wo noch ganze Epidermiszellen oder Epidermis und Parenchym zusammenhängen.

Diese Thatsachen würden indessen erst dann zur Bildung einer klaren und befriedigenden Vorstellung von dem inneren Zustand gespannter unverletzter Gewebe, und von der inneren Veränderung derselben in dem Augenblick, wo durch Trennung der gespannten Schichten die Verlängerung der einen und die Verkürzung der anderen eintritt, dienen können, wenn man über die Volumenveränderung der einzelnen Zellhaut durch Druck oder Zug, über ihre Formänderung durch solchen und über die Betheiligung der Imbibition an beiden im Klaren wäre. — Die Thatsache, dass das gespannte Parenchym sich nicht nur der Länge nach, sondern auch in die Breite auszudehnen sucht, ebenso die von Hofmeister an erschütterten Sprossen nachgewiesene gleichzeitige Ausdehnung derselben in Länge und Dicke, kann entweder auf einer blossen Formänderung, oder einer blossen Volumänderung der Zellen, oder auf beiden gleichzeitig beruhen. — Jede namhafte Volumänderung der Zellhaut durch Imbibition ist bei dem angegebenen Grundversuch (wo Wasserzufuhr und Abfluss nach aussen vermieden wird) deshalb schwierig vorzustellen, weil das, was die Zellhaut imbibirt oder ausstösst, dem Zellsaft entnommen oder wiedergegeben wird, so dass

1) Hofmeister II. p. 180.

also eine Volumänderung der ganzen Zelle nur dann stattfinden kann, wenn das Wasservolumen *v* bei der Imbibition eine Volumveränderung der Haut nicht um *v*, sondern um einen anderen Werth, *v* ± *d* bewirkt.

b. Mechanik der auf Gewebespannung beruhenden Bewegungen.

§ 123. **Erschlaffung passiv gedehnter Gewebe durch Erschütterung und dadurch bewirkte Krümmung.** Die hier zu betrachtenden Erscheinungen sind von Hofmeister entdeckt und in einer nach Inhalt und Form vollendeten Abhandlung[1]) dargestellt und auf ihre Ursachen zurückgeführt worden. Die noch im Längenwachsthum begriffenen, mit Gewebespannung versehenen Internodien zeigen, nachdem sie mehr oder minder heftig, mehr oder minder oft geschüttelt worden sind[2]), Krümmungen oder Beugungen, bald nach der einen, bald nach der anderen Richtung hin; nicht selten zeigt der vorher gerade Spross nach dem Schütteln eine Krümmung von 30—60°, selbst von 90—120°. Aehnlich verhalten sich längere Blattstiele, z. B. die von Ampelopsis, Helianthus, Iva, Vitis, Robinia, und gewöhnlich wird bei ihnen die untere Kante concav; da sich die Gewebespannung in den Blattstielen länger als in den Stammtheilen zu erhalten pflegt, so sind jene meist auch dann noch empfindlich, wenn sie bereits starr gewordenen (nicht mehr mit Gewebespannung versehenen) Internodien angehören. Auch an der Spreite vollkommen ausgewachsener Blätter, bei denen die Gewebespannung sich ebenfalls lange Zeit erhält, bewirkt ein heftiges Schütteln Beugungen. Bei Vitis vinifera, Helianthus annuus, Iva xanthifolia, Menispermum canadense wird der Rand des Blattgrundes rechts und links vom Blattstiel gehoben, bei Vitis um 15—20°, bei Iva um 10—15°. Ausserdem senkt sich zuweilen die Spitze der Lamina abwärts wie bei Helianthus und Iva um 20—30°, und bei der letzteren wölbt sich das Mesophyll zwischen den Hauptrippen convex nach oben. Die Versuche mit Blättern gelingen nur bei feuchtwarmer Witterung und wenn sie in voller Turgescenz stehen.

Nach Hofmeister's Untersuchungen erklärt sich diese Erscheinung daraus, dass durch die mit dem Schütteln verbundene Dehnung und Zerrung die Dehnbarkeit der passiv gedehnten Gewebe gesteigert, ihre Elasticität vermindert wird, eine Veränderung, welche auf der einen Seite (der convex werdenden) in höherem Grade auftritt, als auf der anderen, und dem gespannten schwellenden Parenchym gestattet, auf dieser Seite sich stärker auszudehnen; die Gesammtspannung in dem gekrümmten Organ nimmt ab[3]), während (bei Sprossen) sowohl eine Verlängerung als auch eine Verdickung desselben eintritt.

---

1) Hofmeister, Ueber die Beugung saftreicher Pflanzentheile nach Erschütterung (Sitzungsberichte d. k. sächs. Gesellschaft der Wiss. 1859). Die folgende Darstellung beansprucht weniger ein genaues Referat zu sein, als vielmehr eine Darstellung der Art, wie ich Hofmeister's Resultate und Gedankengang mir zurecht lege.

2) Um die Erscheinung in ihren gröberen Zügen wahrzunehmen, genügt es, einen noch am Stamm befindlichen oder abgeschnittenen Spross unten mit der Hand zu fassen und diese rasch hin und her zu bewegen.

3) Hiermit erledigt sich der scheinbare Widerspruch in meiner Darstellung mit den Worten Hofmeister's: »Die Krümmung erschütterter Sprossen beruht demnach in nichts weniger als in einer Erschlaffung, wohl aber ist sie sichtlich von einer Erschlaffung der gekrümmten Theile begleitet.« Der erste dieser Sätze wird mir nur dann verständlich, wenn ich hinter



Die durch die Erschütterung bewirkte Veränderung ist zunächst von der Erschlaffung, wie sie bei dem Welken eintritt, wesentlich verschieden; in diesem Fall beruht die Erschlaffung des Organs auf einer Verminderung des Ausdehnungsstrebens des Parenchyms, weil demselben das zur Turgescenz nöthige Wasser entzogen wird; die Elasticität der passiv gedehnten Schichten gewinnt daher die Oberhand, und indem sie sich zusammenziehen, vermindert sich das Volumen des erschlaffenden Organs: welke Internodien werden kürzer und dünner, die durch Erschütterung gekrümmten aber werden länger und dicker. Auch ist die Erschlaffung erschütterter Theile nicht mit einer Aufhebung der Spannung, sondern nur mit einer einseitig überwiegenden Verminderung derselben verbunden; es bleibt ein noch beträchtlicher Rest von Spannung in den Geweben, welcher hinreicht, das Gewicht des gekrümmten Gipfeltheils der Schwerkraft entgegen zu bewegen; der Gipfel so gekrümmter Sprossen, wenn er nicht zu sehr belastet ist, hebt sich empor, wenn der Spross in umgekehrter Lage erschüttert wurde, er richtet sich gewöhnlich aufwärts, wenn der Spross vorher längere Zeit horizontal oder schief lag (weil in dieser Lage durch den Einfluss der Schwerkraft die untere Seite des Sprosses dehnbarer geworden ist, und bei der Erschütterung die Dehnbarkeit dieser Seite sich noch steigert). Diese Thatsachen beweisen, dass die Krümmung nicht auf einer Verminderung der Schwellung des Parenchyms, sondern auf einer Steigerung der Dehnbarkeit der passiv gedehnten Schichten beruht, eine Veränderung, welche auf einer Seite stärker als auf der anderen eintritt. Es wird dies auch dadurch bewiesen, dass eine ähnliche Krümmung eintritt, wenn man einen Spross dehnt, z. B. indem man ihn an beiden Enden anfasst und zieht, oder indem man an dem aufgehängten Spross ein Gewicht anbringt; sobald der Zug aufhört, tritt die Krümmung ein. — Man kann sich vorstellen, dass bei Organen mit lebhafter Gewebespannung, besonders aber bei solchen, die ein rasches Wachsthum zeigen, die Spannung der passiven Schichten ihrer Elasticitätsgrenze immer sehr nahe liegt; jede Verstärkung der passiven Dehnung kann bewirken, dass die Elasticitätsgrenze überschritten wird; es stellt sich, sobald dies geschehen ist, ein neuer Molecularzustand und eine neue Elasticität her, nachdem das Gewebe in Richtung des Zuges sich (spannungslos gedacht) verlängert hat[1]). Diese Auffassungsweise gewinnt an Wahrscheinlichkeit durch folgende sinnreiche Versuche Hofmeister's: er beugte denselben Spross entweder längere Zeit hindurch oder wiederholt nach einer Richtung; in diesen Fällen tritt dann eine selbständige Krümmung des Sprosses im Sinne der passiven Beugung, die er erfuhr, ein und jene kann dieser gleichkommen, sie selbst übertreffen; er stellte ferner die Sprossen neben einer Uhr so auf, dass das sehr kurze Pendel bei jeder Schwingung die freie Spitze jener treffen musste; die Sprossen krümmten sich dabei nicht nur convex gegen das Pendel, sondern nach einiger Zeit wurde die Krümmung so stark, dass dieses das von ihm weggewendete Sprossende nicht mehr erreichte. Diese Versuche liefern nun auch den Schlüssel für das Verständniss des Vorgangs, der dann eintritt, wenn man einen (abgeschnittenen oder am Stamm befindlichen) Spross mit der Hand unten anfasst und ihn durch rasche Bewegung derselben hin und her schleudert. Hierbei erleidet der Spross heftige Biegungen und Zerrungen, welche die ohnehin bis nahe an ihre Elasticitätsgrenze ausgedehnten passiven Schichten so ausdehnen, dass ihre Elasticitätsgrenze wirklich überschritten wird; sie werden länger und gestatten dem schwellenden Parenchym sich auszudehnen; war nun schon vorher eine Seite der passiv gedehnten Schichten (Epidermis, Holz) schwächer, oder

»Erschlaffung« einschalte: des Parenchyms. Aber es ist doch auch eine Erschlaffung des ganzen Systems gespannter Schichten, wenn die passiv gedehnten dehnsamer werden, was Hofmeister schlagend beweist. Man kann also, da die Zunahme der Dehnbarkeit passiv gedehnter Schichten die Ursache der Erscheinung ist, mit vollem Recht sagen, sie beruht auf einer Erschlaffung (nicht des Parenchyms, sondern der passiven Schichten).

1) Hofmeister (I. p. 202) spricht dies etwas anders aus: »Die Zellwände müssen durch die Ausdehnung, welche sie erleiden, eine Aenderung ihrer molecularen Beschaffenheit erleiden, welche ihre Elasticität vermindert, ihre Dehnbarkeit erhöht.«

ihrer Elasticitätsgrenze näher, oder war auf dieser Seite das Parenchym mit stärkerer Schwellung begabt, oder wurde bei der Bewegung die eine Seite stärker gezerrt, so wird diese Seite die convexe[1]).

Die wichtigsten Daten zur Beurtheilung der Vorgänge in geschüttelten oder gedehnten und dadurch gekrümmten Sprossen hat Hofmeister in entscheidender Weise geliefert. Sie betreffen die Erschlaffung, die Längsdehnung und Verdickung der so gekrümmten Sprossen.

Der Eintritt der Erschlaffung wurde folgendermaassen constatirt. Gerade Sprossenden wurden frisch abgeschnitten und von den Blättern befreit, sodann in horizontale Lage gebracht und an einer Kreistheilung der Bogen gemessen, den die unter der Last des Gipfels gekrümmte biegsame Strecke bildete; in nachstehender Tabelle sind diese Bogen mit *a* bezeichnet. Darauf ward der Spross erschüttert, nach eingetretener Beugung mit der concaven Kante aufwärts wieder in horizontale Lage gebracht und der Bogen gemessen (*b*); endlich der Spross umgedreht, so dass er bei horizontaler Lage seines starren Theils die convexe Kante nach oben kehrte, und auch hier der betreffende Bogen abgelesen (*c*). In allen Fällen war der Bogen *c*—*b* grösser als der *b*—*a*, z. B. Sprossen von

		a.	*b.*	*c.*
Vitis vinifera	I.	8^0	15^0	29^0
	II.	8^0	23^0	41^0
	III.	15^0	28^0	59^0
	IV.	14^0	26^0	75^0
	V.	25^0	31^0	39^0
Clematis glauca	I.	0^0	16^0	36^0
	II.	0^0	15^0	35^0

Dass trotz der so constatirten Erschlaffung dennoch ein bedeutender Rest von Gewebespannung übrig bleibt, dass die bewegende Kraft, welche den Spross krümmt, in dem Ausdehnungsstreben des Parenchyms liegt, welches bei eingetretener einseitig stärkerer Erschlaffung der Epidermis und des Holzes sich wirklich activ dehnt, beweisen folgende Versuche: abgeschnittene Sprossen von Vitis vinifera und Clematis glauca wurden mit dem unteren Ende fest eingeklemmt; an der senkrecht abwärts gerichteten Spitze ein Gewicht angebunden, der Spross darauf erschüttert und die Strecke gemessen, um welche das Gewicht durch die Beugung des sich krümmenden Sprossstückes gehoben ward. Die specialisirten Angaben Hofmeister's ziehe ich in folgende Tabelle zusammen:

Spross von:		Gewicht:	Strecke um welche das Gewicht gehoben wurde:	
Vitis vinifera	I.	2 Gramm	4,7 Millim.	20mal erschüttert.
	II.	2 »	3 »	
	III.	2 »	3 »	40mal erschüttert.
	IV.	2 »	8,5 »	
	V.	2 »	3 »	
Clematis glauca	I.	1 »	7,5 »	10mal erschüttert.
	II.	1 »	14 »	

1) Die Krümmung von Sprossen durch elektrische Entladungen wurde schon von Humboldt bemerkt und Hofmeister, der dies citirt, giebt an: »Es bedarf etwa 40 kräftiger Entladungen einer grossen Leidener Flasche, um einen Spross von Vitis vinifera zu der Krümmung zu bringen, welche er nach zwanzigfacher mässiger Erschütterung annimmt. Der durch ihn geleitete Strom eines Inductionsapparates mit drei Dubois'schen Elementen erwies sich völlig wirkungslos, sowohl der secundäre als der Extrastrom.« Ob aber die durch elektrische Schläge bewirkte Krümmung auch wirklich »die nämliche Erscheinung« sein mag, wie die durch Schütteln und Zerren der Sprossen hervorgebrachte?



Die vorhandene (auf Gewebespannung beruhende) Steifheit gekrümmter Sprossen von Vitis vinifera wurde ferner dadurch constatirt, dass das gekrümmte Stengelstück ausgeschnitten, aufgehängt und an seinem unteren Ende eine Wagschale mit Gewichten so lange beschwert wurde, bis das gekrümmte Stück wieder gerade gezogen war: in drei Fällen bedurfte es dazu 80,9 — 46,9 — 66,9 Gramm. Nach Abnahme der Last trat die Krümmung etwas vermindert wieder ein.

Die Verlängerung gekrümmter Sprossen wurde von Hofmeister in folgender Art dargethan. Der zu untersuchende Spross wurde seiner Blätter entledigt, das der Krümmung muthmaasslich unfähige Stück weggeschnitten, auf das beugungsfähige Stück 2 bis 3 Puncte mit Tusche aufgetragen; das Sprossstück sodann auf ein Blatt Papier gelegt, seine Umrisse genau auf dasselbe gezeichnet, und die Lage jener Puncte bemerkt. Nach der Erschütterung und Krümmung wurde der Spross wieder aufgezeichnet; seine Länge und der Grad seiner Krümmung wurden aus der direct gemessenen Länge der Sehne und des Sinus versus des Bogens berechnet. Das Resultat war nun, dass in der Regel alle Kanten eines gekrümmten Sprosses verlängert erschienen, zumal auch die concave; niemals zeigte sich auch nur die geringste Abnahme der Länge. Von den zahlreichen Beobachtungen Hofmeister's nehme ich hier nur einige beispielsweise auf:

Spross von:		Vor der Erschütterung Krümmung.	Länge.	Nach der Erschütterung Krümmung.	Länge.
Vitis vinifera	I.	0^0	53,5 Millim.	35^0 41′	54,75 Millim.
	II.	0^0	85,2 »	26^0 6′	86,117 »
Solanum tuberos.		0^0	78,5 »	37^0 52′	79,44 »
Clematis glauca	I.	0^0	78 »	30^0 20′	79,44 »
	II.	0^0	88,1 »	37^0 48′	90,65 »

Die Verlängerung der convex gewordenen Sprosskante bestimmte er auch mikrometrisch. »Nicht minder beträchtlich, fährt er fort, ist die Zunahme der Dicke erschütterter Sprossenden. Der Durchmesser der, durch einen Punct mit chinesischer Tusche bezeichneten Stelle eines krümmungsfähigen Internodiums betrug:

		vor der Krümmung	nach der Krümmung
bei Vitis vinifera	I.	1,0623 Millim.	1,1876 Millim.
	II.	3,427 »	3,432 »
bei Clematis glauca	I.	1,417 »	1,4423 »
	II.	1,1672 »	1,8111 »

u. s. w.

Wenn ein durch Schütteln gekrümmter Spross nach einiger Zeit wieder gerade wird, so ist nach Hofmeister in keinem Falle eine Verkürzung einer Kante desselben, dagegen aber gewöhnlich eine weitere Verlängerung sämmtlicher Kanten nachzuweisen (s. das Original p. 190). Hofmeister zeigt sodann, dass bei einseitiger Entrindung eines krümmungsfähigen Sprosses (von Vitis vinifera), nicht blos die entblösste Seite länger und convex wird, sondern dass (durch die so eingetretene Verminderung der Gesammtspannung) auch die concave Seite länger wird (p. 192). An diese und die schon im § 121 mitgetheilten Thatsachen schliesst er folgende Sätze an: »Die nächste Wirkung kräftiger Erschütterung wie gleichmässiger Dehnung eines Sprosses wird die Verlängerung der Wandungen aller Zellen und Gefässe desselben sein. Hört die Ursache dieser mechanischen Ausdehnung auf, so werden die elastischesten der gedehnten Zellwände, die der Epidermis und des Holzes, bestrebt sein, auf ihre frühere Länge zurückzukehren. Aber die Nachwirkung der erlittenen Ausdehnung wird sie zwingen, dem Dehnungsstreben des Markes in etwas zu folgen. Es wird eine Verlängerung des Sprosses eintreten. Sind nun die der Streckung Widerstand leisten-

den Gewebe einseitig minder stark entwickelt, oder war die durch Erschütterung bewirkte Beugung des Sprosses einseitig stärker, so wird jene Verlängerung des Sprosses von einer Krümmung desselben begleitet sein. Das fortdauernde Bestreben der gedehnt gewesenen elastischen Gewebe zur Rückkehr auf ihre frühere Länge, ist eine der Ursachen, welche den gebeugten Spross wieder aufrichten. Die zweite ist der bedeutende Zug, welchen das im stetigen Ausdehnungsstreben begriffene Mark auf die, seiner concaven Seite angrenzenden, Holz und Rinde übt. Dieser Zug ist selbstverständlich an der concaven Seite des Marks um vieles stärker, als an der convexen; einestheils der Compression dieser Markseite, anderentheils der Unterstützung wegen, welche die Zusammenziehung der an die convexe Seite grenzenden Holz und Rinde liefert.«

Die hier beigebrachten Beobachtungen halte ich für hinreichend zum Verständniss der fraglichen Erscheinungen, weitere Ausführungen sind in der reichhaltigen Arbeit Hofmeister's nachzulesen.

§ 124. Krümmung durch einseitige Erschlaffung des Schwellgewebes. Genauer studirt wurde dieser Vorgang bis jetzt nur an den Bewegungsorganen der Blätter von Mimosa pudica[1]; es handelt sich nämlich hier um die sogenannten Reizbewegungen derselben, die man einstweilen als ein Paradigma für zahlreiche andere, ihrem Habitus nach ähnliche Vorgänge betrachten kann; auch sind die anatomischen und mechanischen Eigenschaften nur an den grossen Bewegungsorganen der Hauptblattstiele genauer erforscht; das Folgende wird sich daher vorzugsweise auf diese, nur nebenbei auch auf die der secundären Blattstiele und der einzelnen Blättchen beziehen.

Wenn man die Basis eines grossen reizbaren Blattstielkissens durch einen scharfen Schnitt vom Stamme trennt, so quillt aus dem axilen Fibrovasalstrang ein grosser Tropfen klarer Flüssigkeit hervor, der sich nach dem Wegnehmen mehrfach erneuert. Lässt man das Kissen am Blattstiel, und trennt man mit einem scharfen Messer durch vier Längsschnitte das schwellende Gewebe in zwei seitliche und einen oberen und unteren Streifen (den Blattstiel immer horizontal gedacht), so dass der axile Fibrovasalstrang isolirt ist, und taucht man nun, um den Wasserverlust zu ersetzen, das Ganze in Wasser, so verlängern sich die vier Theile des Schwellkörpers ungefähr um $1/4$ bis $1/5$ ihrer ursprünglichen Länge und überragen den axilen Strang. Im unverletzten wasserreichen Organ musste demnach eine hohe Spannung bestehen zwischen dem hohlcylindrischen Schwellkörper einer- und dem ihn ausfüllenden mit ihm verwachsenen Fibrovasalstrang anderseits; jener musste durch diesen in seinem Ausdehnungsstreben sehr zurückgehalten, dieser durch jenen passiv stark ausgedehnt sein. Eine zweite an einem solchen Präparat zu machende Wahrnehmung von Wichtigkeit ist die, dass die vier Striemen, deren jeder die Epidermis und das Schwellgewebe bis zum axilen Strang hin enthält, sich keineswegs nach aussen, sondern schwach nach innen krümmen; es beweist dies, dass der Widerstand, den die Epidermis[2]) dem Dehnungsstreben des Schwellgewebes entgegensetzt, unbe-

1) Eine Beschreibung des äusserlichen, augenfälligen Verhaltens dieser Pflanze dürfte hier überflüssig sein, nicht blos weil sie in der Literatur oft genug vorkommt, sondern auch deshalb, weil Jeder, den der Gegenstand interessirt, Mimosen leicht in Menge am Fenster cultiviren und den Habitus ihres Verhaltens beobachten kann.

2) Die Epidermis besteht aus sehr kleinen Zellen, deren Aussenwände kaum dicker sind, als die Wände des schwellenden Parenchyms.



deutend ist, dass die stärkste Schwellung jedes Striemens nahe an der Peripherie liegt und nach der Axe hin abnimmt. Die grosse Spannung in den Kissen des Mimosenblattstiels besteht nicht zwischen Epidermis[1]) und Parenchym, sondern zwischen diesem und dem axilen Strang; es tritt dies auch hervor, wenn man ein frisch abgeschnittenes am Blattstiel befindliches Kissen erst durch zwei Längsschnitte von seinen rechts und links liegenden Seitentheilen befreit, und nun durch einen horizontalen Schnitt das ganze Kissen so in zwei Streifen trennt, dass jeder derselben ausser der Epidermis und dem Schwellkörper auch eine Längshälfte des axilen Stranges besitzt; schon an dem wasserarmen Präparat krümmen sich diese Streifen nach innen, viel stärker aber, wenn sie in Wasser[2]) getaucht werden; sie nehmen dann die Form zweier Halbkreise an, derart, dass an jedem Striemen die Epidermis convex, die Längshälfte des axilen Stranges concav ist. Im unverletzten Organ besteht also eine Spannung in der Weise, dass die obere Hälfte des Schwellkörpers den axilen Strang nach unten, die untere Hälfte ihn nach oben concav zu machen sucht; im Gleichgewichtszustand unterbleibt beides; die Kräfte sind dann als Kraftvorrath, als Spannung vorhanden: je nachdem eine Ursache dem unteren oder oberen Theil das Uebergewicht verschafft, wird eine Krümmung eintreten müssen[3]). Wenn bei dem zuletzt beschriebenen Versuch die Trennung des axilen Stranges möglichst in die Axe fiel, so bemerkt man deutlich, dass die obere Hälfte sich stärker concav nach unten krümmt, als dies die untere nach oben thut; d. h. in dem (durch die Schnitte) wasserarm gewordenen Organe ist das Streben der Oberseite, sich concav abwärts zu krümmen grösser, als das der Unterseite, sich concav aufwärts zu beugen, zuweilen ist diese Hälfte ganz gerade. Nach Aufnahme von Wasser wächst aber in beiden die Krümmung, wie erwähnt, bis zum Halbkreis; dies zeigt, dass das Schwellgewebe der Unterseite sein Wasser leichter abgiebt und erschlafft, als das der Oberseite, dass es aber im Stande ist, bei hinreichendem Wasservorrath so viel Wasser aufzunehmen, dass es eine gleiche Spannung nach innen gewinnt, wie jenes; der Wassergehalt der Unterseite ist bei sonst gleichen Umständen variabler als der der Oberseite[4]).

Es ist nun bekannt, dass geringe Erschütterungen, wie sie z. B. mit einer leisen Berührung verbunden sind, auf die Oberseite des unverletzten Organs ohne Wirkung bleiben, auf die Unterseite applicirt, eine Krümmung des Ganzen concav nach unten bewirken; d. h. eine Erschütterung macht, dass die Unter-

---

1) Ein Rindenstreif des Wulstes wird nach aussen nur schwach concav.

2) Die vorher biegsamen Wülste werden im Wasser bald steif und hart, wie Knorpel.

3) Lindsay zeigte 1790 (Mohl, Veget. Zelle p. 304) dass, wenn man von dem Gelenke eines noch am Stamme befindlichen Blattes das Parenchym der oberen Seite bis auf den axilen Gefässbündel wegschneidet, dass dann der Stiels in die Höhe gerichtet wird, indem das untere Gewebe seinem Ausdehnungsstreben folgt, und den axilen Strang passiv beugend sich selbst nach oben concav krümmt. Das Umgekehrte erfolgt, wenn man die untere Parenchymmasse des Organs abträgt.

4) Die Zellhäute der oberen Hälfte des Schwellgewebes sind dick, die der unteren, reizbaren Hälfte bei gleicher Grösse der Zellen kaum ein Drittel so dick (nach dem Augenmaass geurtheilt); die Form der Zellen ist oben und unten dieselbe, sie sind nahezu kugelig, doch so dicht zusammengelagert, dass nur äusserst geringe Zwischenräume übrig bleiben. Ob der Unterschied in der Wanddicke des oberen und unteren Schwellkörpers eine Beziehung zum Mechanismus der Reizbewegung habe, ist unbekannt, doch wahrscheinlich.



seite des Schwellkörpers schwächer wird, als die Oberseite. Es könnte dies a priori betrachtet, entweder davon herrühren, dass die Oberseite an Spannung abwärts wirklich zunimmt, oder daher, dass die Spannung der Unterseite aufwärts abnimmt; im ersten Falle müsste die Gesammtspannung im ganzen Organe wachsen, im letzten dagegen abnehmen. Brücke hat nun zuerst gezeigt, dass Letzteres der Fall ist; in dem durch Erschütterung gereizten Organ nimmt die Gesammtspannung ab, das Organ erschlafft und unter den gegebenen Umständen ist dies nur so möglich, dass die Unterseite des Schwellkörpers entweder allein, oder stärker erschlafft als die Oberseite. Diese Erschlaffung kann nun auf keiner anderen Ursache beruhen, als auf einem Austritt von Wasser aus dem Organ, ein Verlust, der die Unterseite des Schwellkörpers allein oder stärker trifft, als die Oberseite, und ihre Spannung so vermindert, dass die Oberseite ihrem Streben, sich abwärts zu krümmen, nachgiebt, die Unterseite durch jene passiv hinabgedrückt wird. Da nun nach 5—10 Minuten das unverletzte Organ sich wieder aufrichtet und dabei durch Wasseraufnahme starrer wird, so beweist der Vorgang der Reizung und die Restitution des reizbaren Zustandes ebenfalls, dass die untere Hälfte des Schwellkörpers aus einem Gewebe besteht, welches ungestört sich selbst überlassen so viel Wasser und mit solcher Kraft aufnimmt, dass es dem oberen Schwellkörper das Gleichgewicht hält, oder ihn selbst überwindet und aufwärts drückt[1]), dass aber dieses Gewebe durch unbedeutende Erschütterung einen Theil seines Wassers fahren lässt und dadurch schlaff wird. Der Unterschied der oberen und unteren Seite des Schwellkörpers liegt darin, dass in dem unteren ein Theil des von ihm aufgenommenen Wassers weniger festgehalten wird, als das übrige.

Fragt man sich nun, wohin das Wasser kommt, welches bei der Reizung (Erschütterung) aus dem unteren Schwellkörper austritt, indem er schlaffer wird, so bieten sich a priori zwei Möglichkeiten; man könnte annehmen, das aus dem unteren Schwellkörper ausgestossene Wasser trete in den oberen Schwellkörper ein, oder aber es trete aus dem Organe ganz aus, und werde in einen benachbarten Theil des Stammes befördert. Die erste dieser Annahmen ist bestimmt falsch, die zweite sehr wahrscheinlich richtig. Wenn das Wasser, welches aus dem unteren Schwellkörper austritt, indem dieser erschlafft, in den oberen überträte, so müsste dieser an Spannung genau ebenso viel gewinnen, als jener verliert, die Gesammtspannung des ganzen Organs müsste dieselbe bleiben, während das Organ sich abwärts krümmt; dies ist, wie schon erwähnt, nicht der Fall; das gereizte Organ erschlafft, indem es sich abwärts krümmt, sehr merklich, die Gesammtspannung nimmt ab; und dies kann nur dadurch geschehen, dass das aus der erschlaffenden Unterseite entweichende Wasser aus dem Organ ganz entfernt wird, und in den Blattstiel oder Stamm übertritt. — Brücke's Annahme[2]), dass die Erschlaffung der unteren Wulsthälfte mit dem Austritt von Wasser aus den Zellräumen in die Intercellularräume hinaus verbunden sei, kann ich zwar nicht gleich Hofmeister[3]), durch Negirung der letzteren zurückweisen, aber dennoch scheint sie mir ungenügend; ich habe mich von der Rich-

1) Z. B. nach Mitternacht und zeitig Morgens.
2) Archiv f. Anat. u. Physiol. von Joh. Müller. 1848. p. 435 ff.
3) Hofmeister. III. p. 502.

tigkeit der anatomischen Angaben Brücke's[1]) vollständig überzeugt: die unmittelbar den axilen Fibrovasalstrang umhüllenden (stärkereichen) Zellenschichten besitzen deutliche lufterfüllte Intercellularräume; in dem weiter nach aussen liegenden eigentlichen Schwellgewebe sind sehr häufig dreieckige, von den rundlichen Zellen umgrenzte sehr kleine Räume zu sehen, die echten Intercellularen täuschend ähnlich sind. An frisch hergestellten Präparaten aber enthalten dieselben niemals Luft, sondern wässerige Flüssigkeit; man könnte nun zu Gunsten Brücke's annehmen wollen, dass bei der Präparation das Gewebe gereizt wurde, und dass sich diese Räume nun eben mit Wasser erfüllten; die Sache ist aber nicht so einfach; wenn nämlich im ungereizten Zustand Luft in diesen Räumen war, so ist nicht abzusehen, wo sie hingekommen ist, denn entweichen kann sie nicht, da die sehr kleinen Intercellularen des mittleren und äusseren Gewebes untereinander nicht communiciren, jeder derselben ist von den umliegenden Zellen völlig begrenzt. Dieser Umstand verbietet auch die fernere Hypothese, dass diese Räume im ungereizten Organ mit Wasser gefüllt, solches aus den Zellen bei deren Erschlaffung noch aufnehmen. Da diese Räume keinen Abzug haben, so würde ein solcher Austritt von Wasser aus den Zellen in dieselben unmöglich eine Erschlaffung der ganzen bewirken können. Ueber diese Schwierigkeiten hilft aber eine Beobachtung hinaus, welche längst bekannt, aber nicht hinreichend gewürdigt und unrichtig gedeutet wurde.

Schneidet man mit einem scharfen Messer in den Stamm einer reizbaren Mimose, wobei jede Erschütterung vermieden wird, so bleibt, während das Messer durch die Rinde zieht, Alles ruhig; in dem Augenblick aber, wo der grössere Widerstand anzeigt, dass die Schneide den Holzkörper trifft, schiesst ein heller Wassertropfen hervor, und sofort sinkt der Stiel des nächsten Blattes mit erschlaffendem Gelenk hinab. Bei Pflanzen, welche an Wassermangel leiden und wenig oder nicht reizbar sind, tritt bei dem Einschneiden in den Holzkörper des Stammes kein Tropfen aus, und die Reizbewegung unterbleibt. Ist die Pflanze sehr reizbar (bei 25—30° C. und feuchtem Boden), so pflanzt sich die Störung langsam auf die übrigen Blätter fort, die nächst oberen und nächst unteren senken sich, mit Zwischenpausen von 10—20 Secunden, bis endlich die ganze Belaubung in der gereizten Lage sich befindet. Diese Thatsache[2]) zusammengehalten mit dem Hervorquellen eines grossen Wassertropfens aus dem axilen Strange des Gelenkes bei Durchschneidung desselben, und in Verbindung gebracht mit den sonst bekannten Erscheinungen, führt mich zu folgender Vorstellung von den inneren Vorgängen bei der Reizbewegung der Mimose. Die Mimose ist nur dann sehr reizbar, wenn sie eine bedeutende Wassermenge in ihrem Holzkörper enthält; alle Umstände, welche dies verhindern (niedere Tem-

1) Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wiss. Wien 14. Juli 1864.

2) Dass das Holz die Fortleitung des Reizes vermittelt, haben schon Dutrochet und Meyen constatirt. Der Letztere (Physiol. III. p. 591) sagt, wenn der Holzkörper auf Zolleslänge von aller Rinde befreit wurde, so bewirkt ein Einschnitt in diesen Theil die Bewegung der Blätter. Dutrochet (Mém. I. p. 545) nahm am Stamm die Rinde weg und zerstörte durch einen seitlichen Spalt des Holzes das Mark; dann brannte er die Blättchen eines oberhalb stehenden Blattes (nachdem die Blätter sich wieder ausgebreitet hatten), und der Reiz pflanzte sich dennoch über die entrindete und marklose Stelle des Stammes fort, die unterhalb derselben stehenden Blätter nahmen ebenfalls Reizstellung an.



peratur, trockener Boden), vermindern die Reizbarkeit bis zum Verschwinden. Die sehr dünnwandigen Zellen des reizbaren unteren Schwellkörpers der Gelenke ziehen durch die endosmotische Thätigkeit ihrer Inhaltstoffe[1]) so viel Wasser an, bis sie im höchsten Grade turgesciren, d. h. bis das endosmotisch aufgenommene Wasser nahe daran ist, durch den Druck, der zwischen Zellwand und Saft entsteht, durch jene hinauszufiltriren. Dieses Wasser beziehen die betreffenden Zellen aus dem Holz des axilen Stranges, der es seinerseits aus dem Holzkörper des Stammes bezieht. Bei einer sehr reizbaren wasserreichen Mimose steht aber dieses Wasser im Holz selbst unter einem Druck, wie das Hervorschiessen desselben aus der Wunde beweist. Das Wasser wird also einerseits durch die endosmotische Ueberfüllung der Zellen des Schwellkörpers ein Streben haben, durch die Wände derselben hinauszufiltriren (ähnlich wie in einer Wurzel an den Gefässwänden s. S. 206); anderseits wird der Druck, unter welchem das Wasser im Holzkörper steht, dahin wirken, das Wasser von aussen her in die Zellwände des Schwellkörpers hineinzutreiben; das Wasser in den Zellwänden des Letzteren ist also in Ruhe, weil beide Kräfte einander das Gleichgewicht halten; wird der Druck, der auf dem Wasser im Holzkörper lastet, grösser, so schwillt das reizbare Gewebe durch noch grössere Ueberfüllung an, nimmt er langsam ab, so erfolgt eine langsame Entleerung des Gewebes, indem Wasser aus ihm in den Holzkörper hineingepresst wird. Wird nun aber durch einen Schnitt in den Stamm die Spannung des Wassers im Holze plötzlich vermindert, und geräth es dabei in eine rasche Rewegung nach der Wunde hin, so nimmt der Druck, welcher das Wasser in die Zellen des Schwellgewebes hineintrieb, ebenfalls ab, die endosmotisch überfüllten Zellen treiben einen Theil ihres Wassers in die Zellwandsubstanz hinein, wo es der Richtung folgt, in welcher die Spannung abnimmt, in der Substanz der Zellhäute, die sämmtlich untereinander zusammenhängen, fliesst das Wasser dem Holzbündel des axilen Stranges zu. Das Volumen des unteren Gelenkwulstes vermindert sich also, seine Spannung nimmt ab, die des oberen gewinnt die Oberhand und drückt jenen concav hinab[2]). — Etwas Aehnliches, jedoch mit geringerer Intensität, wird nun auch dann geschehen, wenn das Wasser im Holzkörper unter einer sehr unbedeutenden Spannung steht, oder überhaupt nur als imbibirtes Wasser ohne Spannung vorhanden ist; hier wird die endosmotische Anziehung der Zellinhalte des unteren Wulstes dem imbibirten Holzkörper Wasser genug entziehen, um einen bedeutenden Turgor zu erzeugen; es entsteht ein Druck, der das Wasser des Zellsafts

---

1) Der Inhalt dieser Zellen ist reich an körnigen Stoffen, reicher an Protoplasma, als es sonst ältere Parenchymzellen sind; der Saft enthält Gerbstoff und überall Stärkekörnchen, die mit Chlorophyll überzogen sind. In den äusseren 12—15 Schichten des Schwellgewebes rings um den Wulst liegt in jeder Zelle eine helle, das Licht nicht gerade stark brechende Kugel, welche den Zellraum zu $^1/_3$ bis $^1/_2$ erfüllt; bei Organen, die 24—48 Stunden in Alkohol gelegen, sind sie völlig verschwunden. Bei den reizbaren Organen anderer Pflanzen fehlt diese Substanz (Vgl. Mohl, Veget. Zelle p. 303).

2) Warum nur der untere, nicht der obere Theil des Wulstes reizbar ist, wird durch obige Theorie so wenig wie durch irgend eine andere bisher erklärt; man könnte aber glauben, dass die dicken Zellwände des oberen Theils ein so lebhaftes Imbibitionsvermögen besitzen und der Filtration des Wassers aus den Zellen einen solchen Widerstand entgegensetzen, dass alle oben beschriebenen Vorgänge in ihm nicht oder nur in sehr geringem Maasse stattfinden.

durch die Wände hinauszutreiben sucht; es stellt sich endlich ein Gleichgewicht zwischen der endosmotischen Thätigkeit und dem Filtrationswiderstand der schwellenden Häute her: dabei befindet sich das Wasser in den Letzteren in einem labilen Gleichgewicht, so dass jede Erschütterung dem von innen aus wirkenden Druck das Uebergewicht verschafft und dem Wasser gestattet in die Zellwände hineinzudringen und innerhalb dieser dem Holzkörper zuzueilen, der es aufnimmt. Befindet sich die Pflanze in diesem Zustand, so wird das Einschneiden des Stammes keine Bewegung bewirken können, wohl aber wird eine Erschütterung des Kissens eine solche bewirken; die so erzeugte Bewegung wird sich aber nicht oder höchstens auf die nächsten Theile fortpflanzen. Dies Alles steht mit den Beobachtungen im besten Einklang.

Die Reizbarkeit jedes einzelnen Gelenkes hängt wesentlich davon ab, ob dieses überhaupt so viel Wasser aufnehmen kann, um in hohen Turgor zu gerathen und das ist auch dann möglich, wenn der Holzkörper nur wenig Wasser enthält, welches unter keinem Drucke steht; dagegen hängt die Fortpflanzung eines localen Reizes von einem Blatt zum anderen wesentlich davon ab, ob der Holzkörper viel Wasser enthält, welches unter Druck steht. — Im ersten Falle wird eine Reizung den Austritt des Wassers aus dem Schwellkörper ins Holz bewirken, vermöge der Spannung zwischen Saft und Wandung allein, und der wasserarme Holzkörper wird es aufnehmen, ohne dass dadurch eine weiter um sich greifende Störung in der Pflanze eintritt. Ist aber der Holzkörper mit Wasser überfüllt, so wird eine locale Reizung eines Blättchens das gespannte Wasser im Holzkörper auf weite Strecken hin in Aufruhr versetzen, die Bewegung in ihm theilt sich dem Wasser in den Gelenken entfernter Blätter mit und diese wirkt wie eine Erschütterung. Eines der lehrreichsten Experimente, welche Letzteres beweisen, ist das Einschneiden in ein Endblättchen eines Blattes, hier wird offenbar das Wasser in den Holzzellen der Nerven in Bewegung gesetzt, z. Th. tritt es aus und die Verminderung der Spannung pflanzt sich fort bis zum nächsten Gelenk; dieses bewegt sich, dadurch wird die Störung grösser, die nächsten Blättchen bewegen sich nun auch, die Störung in dem Wasser des Holzes nimmt noch mehr zu und so wird das Zusammenschlagen der Blättchen sich beschleunigend fortsetzen bis zum Ende des secundären Stiels, von hier verbreitet sich der innere Trubel, die Unruhe des Wassers durch den Stiel entlang zum Hauptgelenk und gleichzeitig, meist später tritt sie auch in die benachbarten secundären Stiele desselben Blattes, an denen die Bewegung der Blättchen nun aufsteigend fortschreitet. Ist das Exemplar sehr reizbar, auch sein Holz mit Wasser sehr überfüllt, so greift die Störung im Inneren noch weiter, die oberhalb oder unterhalb stehenden Blätter des Stammes krümmen zuerst ihre Hauptgelenke, und dann schlagen auch an ihnen die Blättchen in aufsteigender Ordnung zusammen. — Gerade so wie das Einschneiden eines einzigen Blättchens bei einer wasserreichen Mimose endlich die ganze Belaubung zur gereizten Stellung bringt, so wirkt auch die Erhitzung an einem Blättchen, auf welches man den Focus einer Brennlinse[1]) richtet, oft genügt bei hellem Sonnenschein eine Zeit von 2—3 Sec., um den Anfang der Bewegung auszulösen und in 1—2 Minuten ist dann die ganze Belaubung in der Reizstellung. Bei wasserarmen Pflanzen ist die Er-

1) Du Fay: Acad. des sciences. Paris 1736.



hitzung eines Blättchens ohne Folge oder der Reiz bleibt localisirt. Offenbar bewirkt die locale Erhitzung zunächst eine heftige Molecularbewegung des Wassers an dieser Stelle, die sich dann um so weiter fortpflanzt, je stärker die Spannung des Wassers im Holze ist.

Der Grad der Reizbarkeit der Mimose und die Fähigkeit den Reiz fortzupflanzen, ist also ungefähr proportional ihrem Wasserreichthum, dieser wird gesteigert durch eine kräftige Emportreibung des Wassers in den Stamm von der Wurzel her, bei feuchten und warmen Boden[1]. Aber auch bei minder warmen Boden kann der Wasserreichthum und die Reizbarkeit sehr gross sein, wenn die Pflanze sich in einer sehr feuchten Luft befindet, wo die Transpiration gering ist, daher sind Mimosen in gedeckten Mistbeeten, auch wenn diese nicht warm sind, höchst empfindlich, ebenso bei feuchtem Wetter und einer Temperatur von 16—20°, während sie bei gleicher Temperatur und trockener Luft schon recht unempfindlich sind und den Reiz selten fortpflanzen; daher kann man auch eine Mimose ihrer Reizbarkeit ganz berauben, wenn man den Boden bei 20—25° C. so austrockenen lässt, dass die Pflanze eben nur ihren Transpirationsverlust decken, aber zu keinem kräftigen Turgor ihrer Gelenke kommen kann.

Die Wirkung elektrischer Schläge wird, wie schon Hofmeister hervorgehoben, wie eine mechanische Erschütterung der Molecüle wirken und bietet dann kaum etwas Auffallendes dar.

Sowohl die endosmotische Thätigkeit der Zellinhalte als die Imbibition der Zellwände der Gelenke wird von der chemischen Zusammensetzung derselben abhängig sein; diese kann aber durch chemische Eingriffe, wenn auch in einer unbekannten Weise alterirt werden; daher kann Aufnahme schädlicher Stoffe durch die Wurzel, oder das Verweilen in irrespirablen Gasen die Gelenke steif machen, d. h. ihrer Reizbarkeit zeitweilig oder für immer berauben[2]. Solange man aber nicht weiss, ob die Unempfindlichkeit in den einzelnen Fällen mit einer Erschlaffung oder mit einer Steigerung der Spannung verbunden ist, lässt sich auch nichts über die wahren Vorgänge sagen[3].

Die hier gegebene Darstellung der inneren Vorgänge, welche die Bewegung durch Reizung vermitteln, stimmt nur zum Theil überein mit der Ansicht Hofmeister's, obwohl sie sich derselben mehr als einer anderen nähert. Da nach dem Vorigen eine Auseinandersetzung kaum nöthig ist, so führe ich diejenige Stelle aus Hofmeister's Abhandlung (Flora 1862. p. 503) an, welche den Differenzpunct enthält: »Es liegt kein Grund vor, sagt er, zu bezweifeln, dass die Ausdehnung der Gewebe, welchen durch die Erschlaffung des gereizten Parenchyms freier Spielraum zur Expansion geboten wird, durch Aufnahme von mehr Wasser[4], zunächst

---

1) Gewiss wirkt aber die Wärme auch unmittelbar auf den Turgescenzzustand der Gelenke; wie, ist freilich unbekannt: vergl. über die vorübergehende Kälte- und Wärmestarre der Mimose p. 55 des vorliegenden Buches.

2) Vergl. J. Sachs: »Die vorübergehenden Starrezustände periodisch beweglicher und reizbarer Pflanzenorgane« Flora 1863, besonders p. 503; ferner unsere Abhandlung »Athmung« und Göppert, Flora 1828. p. 481.

3) Dasselbe gilt von der sogen. Gewöhnung der Mimosen an fortgesetzte Erschütterung; ich vermeide es, mich über dieselbe auszusprechen, weil die Beobachtungen darüber noch nicht hinreichend präcisirt sind; Beobachtungen über den Zustand der Gelenke sind nicht gemacht; meine Beobachtungen erlauben mir noch kein Urtheil über die Erfahrungen Desfontaine's und Göppert's (Bot. Zeitg. 1862. p. 110).

4) Die Aufnahme von mehr Wasser in die obere Wulsthälfte eines gereizten Gelenkes ist



in die Membranen, und während der Ausdehnung auch in die Räume der sich vergrössernden Zellen vor sich geht. Dieses Wasser findet das schwellende Gewebe in seiner unmittelbaren Nähe verfügbar; in dem erschlafften gereizten Parenchym, dessen Erschlaffung aller Wahrscheinlichkeit nach dadurch zu Stande kommt, dass die gereizten Zellhäute Wasser abgeben[1]). Tritt dann bei der Ruhe des gereizten Pflanzentheils, allmählich der Turgor des irritablen Parenchyms wieder ein, so wird dieses das zu seinem Anschwellen nöthige Wasser dem antagonistischen Gewebe entnehmen[2]), und so dessen Volumen in dem zur eigenen Wiederausdehnung unerlässlichen Maasse verkleinern können.« Und ferner »Die Fähigkeit der lebenden Zellhaut, auf geringfügige äussere Einflüsse einen Theil des an ihrer Zusammensetzung betheiligten Wassers auszustossen, bei längerer Ruhe aber eine entsprechende Menge Wassers wieder aufzunehmen, — das Eine wie das Andere unter entsprechender Abnahme oder Zunahme des Volumens — diese Fähigkeit ist keine vereinzelte Eigenschaft der vegetabilischen Membran, vielmehr eine den Colloidsubstanzen allgemein zukommende. Sie ist es, die in dem leichten Uebergange von Colloidsubstanzen in den von Graham betonten pectösen Zustand in dem leichten Gerinnen dieser Substanzen ebenso hervortritt, wie in dem Wiederflüssigwerden der geronnen gewesenen bei Eintritt anderer kleiner Einwirkungen. Die Colloidsubstanzen verlieren bei den ersterwähnten Aenderungen ihres Aggregatzustandes Wasser, bei den zweiten nehmen sie dessen wieder auf. Und in Bezug auf die Geringfügigkeit der äusseren Einflüsse, auf welche hin solche Aenderungen in den Colloidsubstanzen vor sich gehen, stimmen sie völlig mit der Empfindlichkeit reizbarer Pflanzentheile überein.« —

Es erübrigt nun noch eine Reihe thatsächlicher Angaben über die Reizbarkeit der Mimosen beizubringen. Kennt man einmal den Spannungszustand der Gewebe im Bewegungsorgan (s. Anfang des §), so ist die Cardinalfrage für die Mechanik der Bewegung die nach der Aenderung der Gesammtspannung in dem ganzen Organ vor und nach der Reizung. Diese Frage wurde von Brücke[3]) zuerst aufgeworfen und folgendermaassen gelöst: er brachte die Mimose in zwei entgegengesetzte Lagen, so dass beidemal der Blattstiel horizontal stand und maass den Winkel, den der Letztere mit dem Stamm bildete; die Differenz beider wurde als Maass der Straffheit des Gelenkes betrachtet. Vor der Reizung war diese Differenz nun viel kleiner als nach derselben, der gereizte Wulst also schlaffer[4]); da nun bei der Erschlaffung der untere Schwellkörper nach unten concav wird, so muss der obere, indem er die convexe Seite bildet, länger werden; diese Verlängerung erfolgt einfach dadurch, dass das schon vor-

---

nicht bewiesen, sie ist unwahrscheinlich, weil die Gesammtspannung im ganzen Organ abnimmt, sie ist auch, wie es scheint, unnöthig, weil eine Formveränderung der gespannten Zellen genügen dürfte, die geringe Ausdehnung, welche durch die Erschlaffung des unteren Theils möglich wird, zu bewirken; die Zellen der oberen Wulsthälfte brauchen nur etwas länger und enger zu werden.

1) Dies dürfte doch nicht genügen, da diese Zellhäute sehr dünn' sind, ein Theil des aus ihnen austretenden Imbibitionswassers also nur eine sehr geringe Volumenänderung bewirken kann. Wenn aber das Wasser aus der unteren erschlafften Hälfte des Gewebes in die obere übertritt, so kann keine Verminderung der Gesammtspannung des ganzen Organs, sondern nur eine Formänderung zu Stande kommen; ein Austritt von Wasser aus dem Organ ist nöthig, weil sonst keine Erschlaffung des Ganzen denkbar ist.

2) Dabei würde also die Gesammtspannung im ganzen Organ dieselbe bleiben, sie wächst aber; das Wasser muss von ausserhalb des Organs herkommen.

3) Archiv f. Anat. u. Physiol. von Müller 1848. p. 435 ff.

4) An horizontalgewachsenen Aesten der Mimose stehen einzelne Blätter genau rechts oder links, so dass die Concavität der unteren gereizten Gelenkfläche nicht abwärts sondern rückwärts sieht; bei der Reizung müsste nun ein solcher horizontaler Stiel sich horizontal nach hinten schlagen; statt dessen schlägt er sich allerdings rückwärts aber zugleich sinkt er hinab, gezogen durch das Gewicht der Belaubung, welche das nun erschlaffte Gelenk nicht mehr wie vorher tragen kann.



her vorhandene Ausdehnungsstreben, dem der untere Theil das Gleichgewicht hielt, nun in Action treten kann. — Ueber die Formveränderung der oberen und unteren Wulsthälfte bei der Krümmung giebt folgender Versuch Brücke's einige Auskunft. Er schnitt eine Medianplatte aus einem mit Wasser vollgesogenen Wulste der Länge nach aus. Eine solche Platte ist am hinteren und vorderen Ende von concaven Linien begrenzt, weil das axile Bündel dem Ausdehnungsstreben der der Epidermis näheren Theile entgegenwirkt. Durch zwei senkrecht zum axilen Strang geführte Schnitte wurde die Platte zu einem Rechteck geformt, dessen lange Seite (parallel dem Strang) = 0,079 P. Zoll war. Sodann wurde durch einen den Strang der Länge nach halbirenden Schnitt die Platte so getheilt, dass die obere Hälfte eine Medianplatte des oberen, die untere eine solche des unteren Wulsttheils darstellte; beide krümmten sich concav nach innen und zeigten folgende Maasse:

Länge des vonvexen Bogens des oberen Theils = 0,096 P. Z.
» » concaven » » » » = 0,077 » »
» » concaven » » unteren Theils = 0,078 » »
» » convexen » » » » = 0,086 » »

Die untere Hälfte bleibt, nach Wegnahme der oberen eines Gelenkes noch reizbar, doch schwach; die obere Hälfte macht aber nach Wegnahme der unteren keine Reizbewegung mehr. — Wie die meisten anderen für Erschütterung reizbaren Organe ist auch das Gelenk der Mimose mit Haaren besetzt und zwar sind diese auf der Unterseite bedeutend länger. — Dutrochet (Mém. I. p. 550) maass die Geschwindigkeit der Fortpflanzung des Reizes, wenn ein Endblättchen eines Blattes gebrannt wird. Die Geschwindigkeit ist innerhalb des Blattstiels viel grösser als im Internodium, in jenen 8—15 Mill. p. Secunde, in diesem 2—3 Mill. Die Temperatur hat nach Dutrochet keinen merklichen Einfluss darauf, wenn sie in den Grenzen 10—25° R. liegt; bei tieferer Temperatur wirkt die Reizung nach ihm nur noch local; nach meinen Beobachtungen hört sie schon unter 15° C. ganz auf, wenn die Pflanze hinreichend lange dieser Temperatur unterlag. Nach Dutrochet ist die Geschwindigkeit der Reizfortpflanzung abwärts dieselbe wie aufwärts.

Von den zahlreichen durch Erschütterung reizbaren Pflanzentheilen sind vorzugsweise die Filamente der Cynareen Gegenstand solcher Untersuchungen gewesen, die einen Einblick in die Mechanik der Bewegung gestatten. Indem ich wegen des Aeusseren dieser Erscheinungen auf die unten genannten Arbeiten verweise[1]), entlehne ich den sorgfältigen Untersuchungen F. Cohn's und Unger's Folgendes, was sich zunächst auf die Mechanik des Vorgangs bezieht. Die Untersuchungen wurden vorzugsweise an einigen Arten von Centaurea (macrocephala, Scabiosa und jacea) gemacht. Präparirt man zur Zeit der Pollenreife an den Blüthen die Corolle weg, so ziehen sich die fünf Filamente gerade und legen sich parallel neben den von ihnen umstandenen Griffel; sich selbst überlassen, tritt jedoch eine Verlängerung der Filamente ein, sie krümmen sich, je wärmer die Luft, desto schneller, convex nach aussen. Berührung oder Erschütterung bewirkt sofort, wenn sie sämmtliche Filamente trifft, eine abermalige Verkürzung derselben; wird nur ein Filament gereizt, so verkürzt sich dieses unter Geradestreckung allein, um nach 6—15 Minuten sich wieder zu verlängern und einen nach aussen convexen Bogen zu bilden. Werden die fünf Filamente von der sie oben zusammenhaltenden Antherenröhre abgeschnitten, so krümmen sie sich concav nach aussen, dann umgekehrt nach innen (Unger a. a. O. p. 113), werden sie berührt, so schlagen sie sich nach Cohn zurück, krümmen und schlängeln sich, richten sich wieder auf, beugen sich nach der entgegengesetzten Seite, schlingen sich um einander u. s. w. Auch schwache elektrische

1) Cohn: »Contractile Gewebe im Pflanzenreich« Breslau 1861, und »Ueber die contractilen Staubfäden der Disteln« in der Zeitschrift für wiss. Zoologie Bd. XII. Heft 3. Unger »Ueber die Structur einiger reizbarer Pflanzentheile« Bot. Zeitung 1862. Nr. 15. Kabsch »Anatomische und physiol. Unters. über die Reizbarkeit der Geschlechtsorgane« Botan. Zeitg. 1861. p. 25 ff. Daniel Müller: Botan. Zeitg. 1853. p. 790.



Ströme bewirken die Zusammenziehung augenblicklich, dann tritt aber wieder Ausdehnung ein; starke Ströme tödten die Fäden sofort[1]). Tödtung durch Eintauchen in Alkohol, Glycerin oder Wasser ist ebenfalls mit der Verkürzung verbunden. Wenn die Filamente von selbst absterben, so ziehen sie sich auf ein Minimum zusammen (Cohn). Der Werth der Verkürzung eines gereizten Filaments wurde von Cohn im Mittel bei Centaurea macrocephala und americana zu 12 pCt. der Länge des reizbaren Zustandes angegeben, Unger aber, dessen Beobachtungen genauer zu sein scheinen, giebt eine Verkürzung von 26 pCt. an[2]). Derselbe fand auch, dass bei der Verkürzung des Filaments sein Breitendurchmesser nicht zunimmt, dass es aber in Richtung der Tiefe (radial bezüglich der Blüthenaxe) sich verdickt und zwar um ungefähr 18 pCt. Unger kommt zu dem Schlussresultat, dass bei der Verkürzung keine Volumänderung des Filaments sondern nur eine Formänderung eintritt; eine Fortschaffung von Wasser aus dem Gewebe in benachbarte Theile würde hier also nicht anzunehmen sein; eine grössere Sicherheit würde dieser Schluss gewinnen, wenn man wüsste, ob die Filamente bei der Reizung ihre Gesammtspannung behalten oder vermindern, ob sie im gereizten Zustand eben so steif wie im reizbaren sind. — Die Verkürzung beginnt in dem Momente der Berührung (die ihrerseits eine nur momentane zu sein braucht) sie erreicht aber ihr Maximum nicht sogleich, sondern so langsam, dass man die sich steigernde Verkürzung mit dem Auge verfolgen kann; sobald das Maximum der Verkürzung erreicht ist, beginnt sogleich wieder die Verlängerung, die in den ersten Minuten am raschesten fortschreitet und immer langsamer werdend ihr Maximum erreicht. Unabhängig von dem Reiz verkürzt sich der Faden langsam aber stetig mit zunehmendem Alter; diese Verkürzung dauert auch dann noch fort, wenn (nach etwa 24 Stunden) die Reizbarkeit schon verschwunden ist. Die so eintretende Verkürzung erreicht einen viel höheren Werth als die durch Reiz, sie beträgt nach Cohn bis 45 pCt. Cohn behauptet zwar, dass diese freiwillige Verkürzung nicht mit dem Welken verglichen werden könne, weil die Fäden dabei noch eine namhafte Spannung zeigen; dieser Grund reicht aber nicht hin; wenn der reizbare gespannte Zustand auf der Spannung eines Schwellgewebes gegen ein passiv gedehntes elastisches beruht, so wird bei Abnahme der Schwellung (z. B. durch Verdunstung) die Gesammtspannung zwar abnehmen, aber doch nicht gleich Null zu werden brauchen. Die Frage, die zu entscheiden war, ist nur die, ob die verkürzten Fäden eine geringere Gesammtspannung haben als die jüngeren noch reizbaren. Wenn die Reizbarkeit der Fäden in der Grösse ihrer Gewebespannung begründet ist, was Cohn und Unger annehmen, so kann man aus dem Verschwinden der Reizbarkeit der sich im Alter verkürzenden Fäden schliessen, dass dabei die Gesammtspannung wirklich abnimmt. Cohn's Ansicht über die Art der Gewebespannung in den reizbaren Fäden und über den Vorgang bei der Reizung ist nicht ganz klar; am Schluss seiner zweiten Abhandlung sagt er, die Verkürzung geschehe passiv durch Elasticität und lege er hierbei nunmehr das Hauptgewicht auf die besonders dicke Cuticula, welche auch bei den aufs äusserste verkürzten Staubfäden keine Runzelung zeigt, also sicher in hohem Grade elastisch sei, so dass sie beim Absterben der Zellen wohl auch deren Querrunzelung veranlassen kann[3]).

1) Vergl. unseren § 28.

2) Das Maass der Verkürzung ist nach Cohn von dem Alter des Fadens, der Temperatur u. s. w. abhängig.

3) Unger (a. a. O. p. 117) nimmt nicht eine Spannung verschiedener Gewebe gegen einander, sondern nur die Spannung zwischen dem Inhalt der Zellen und den elastischen Wänden derselben an. »Die Spannung erhält also durch die Expansivkraft des Inhaltes eine Längenausdehnung, welche über das Maass der Formbildung hinausgeht. Ein Reiz, was immer für einer Art, zerstört augenblicklich dieses Uebermaass und nöthigt die nie ruhende Elasticität zur Rückwirkung, zur Contraction. Contraction und Expansion der Pflanzentheile bedingen sich zwar gegenseitig, aber nur die letztere ist es, welche als Ausfluss einer dem Leben zukommenden Kraft angesehen werden kann.« Die ausdehnende Kraft verlegt Unger in das Protoplasma, den Primordialschlauch.

Die von Cohn eben angeführte Thatsache beweist, dass zwischen den Cuticularschichten der Epidermis und dem schwellenden Parenchym des Filaments eine Spannung besteht (ob eine solche auch zwischen dem axilen Fibrovasalstrang und dem Schwellkörper vorhanden ist, ist unbekannt); demnach fällt die Erscheinung unter das einfache von Hofmeister zuerst für alle Reizerscheinungen klar ausgesprochene Gesetz: »dass bei der Reizung die Expansion des Parenchyms plötzlich aufhört, um bei Ruhe des Organs wieder einzutreten und allmählich die frühere Grösse wieder zu erlangen« (Flora 1862. p. 501). Nur scheint es sich hier, worüber Hofmeister sich nicht ausspricht, um einen ganz besonderen Vorgang bei dem Aufhören der Expansion des Parenchyms zu handeln; nach Unger's oben genannten Angaben würde es hier nicht auf einen Austritt von Wasser aus dem Schwellkörper, nicht auf einer Volumenverminderung des reizbaren Schwellkörpers, sondern auf einer Formenveränderung der Zellen beruhen; diese werden bei der Reizung kürzer und in entsprechendem Maasse dicker; die vorher passiv in die Länge gedehnte Epidermis muss also, indem sie sich verkürzt, die Richtung des Umfangs sich dehnen. Ob dies nun wirklich der Fall ist, müssen weitere Untersuchungen lehren; jedenfalls erscheint der Vorgang in dieser Art sehr complicirt; übrigens sollte hier nur angedeutet werden, zu welcher Consequenz die vorliegenden Beobachtungen führen.

Nach Cohn sind die Zellen des Schwellgewebes im verlängerten Zustand längsstreifig, im verkürzten querrunzelig; wie sich dies mit der Verkürzung und Dickenzunahme der Zellen bei der Reizung verträgt, in welcher Beziehung dieser Vorgang überhaupt zur Mechanik der Reizbewegung steht, kann aus den vorliegenden Beobachtungen nicht beurtheilt werden.

»Die Untersuchungen der übrigen reizbaren Pflanzen, der Blätter von Dionaea, Oxalis, Robinia, der Staubfäden von Berberis, Cactus u. s. w. lieferten keine Resultate, welche dem über Mimosa Angeführten etwas Wesentliches beizufügen erlaubten.« Diese Worte Mohl's (Veget. Zelle p. 306) gelten auch jetzt noch, wenn man von den Staubfäden der Cynareen absieht. »Als bewegendes Organ, fährt er fort, fand sich immer ein reichliches parenchymatoses Zellgewebe, welches aber in seinen sichtbaren Eigenschaften nicht vom gewöhnlichen Zellgewebe abweicht und dessen Inhalt ebenfalls nichts Charakteristisches zeigte, indem es aus den verschiedensten Substanzen, Amylum, Chlorophyll u. s. w. bestand, so dass wohl die Vermuthung nicht zu keck ist, es möchte die Reizbarkeit eine dem Zellgewebe überhaupt zukommende Eigenschaft sein (eine Vorhersagung, die durch Hofmeister's Arbeiten glänzend bestätigt wurde), welche sich aber nur, wenn sie in höherem Grade entwickelt ist und wenn besondere günstige Verhältnisse im Bau eines Organs vorhanden sind, deutlich zu äussern vermöge. Ganz allgemein scheint das bei Mimosa so deutlich ausgesprochene Verhältniss zu sein, dass diejenige Seite des reizbaren Organs, welche bei der Bewegung concav wird, allein zur Aufnahme des Reizes geeignet, die entgegengesetzte Seite völlig unempfindlich ist; wenigstens ist bei den Blättern von Dionaea, den Staubfäden von Berberis und bei den Ranken dieses Verhältniss auf gleiche Weise vorhanden.«

Da nun eine blosse Beschreibung der Aeusserlichkeiten verschiedener Bewegungsvorgänge ohne Kenntniss ihrer mechanischen Bedingungen nicht Gegenstand der physiologischen Betrachtung sein kann, so genügt es hier, die wichtigere noch nicht genannte Literatur nachzutragen: H. v. Mohl »Ueber die Reizbarkeit der Blätter von Robinia (Vermischte Schriften botan. Inhalts, Tübingen 1845); Morren: 1) Recherches sur le mouvement et l'anatomie de Stylidium graminifolium (Mémoires de l'Acad. roy. d. sc. de Bruxelles 1838); 2) Rech. sur le mouvement et l'anat. du style du Goldfussia anisophylla (ebenda 1839); 3) Notes sur l'excitabilité et le mouvement de feuilles chez les Oxalis (Bulletin de l'Acad. VI. Nr. 7. auch Ann. d. sc. nat. 1840. XIV.); 4) Rech. s. le mouv. et l'anat. des étamines du Sparmannia africana (Nouveaux Mém. de l'Acad. roy. d. sciences de Bruxelles XIV. 1841); 5) Observations sur l'anatomie et la physiol. du Cereus (Bullet. de l'Acad. V. VI.); 6) Rech. s. le mouv. et l'anat. du Labellum du Megaclinium falcatum (Nouveau Mém. de l'Acad. Brux. XV. 1842 und Ann. des sc. nat. 1843. p. 91); F. A. W. Miquel, Unters. über die Reizb. der Blätter von Mimosa pudica und C. B. Presl, Ueber die Reizbarkeit der Staubfadenröhre bei einigen Arten

des Schneckenklees« sind mir unbekannt (citirt bei Unger, Anat. und Physiol. der Pfl. 1855. p. 418), v. Schlechtendal über Reizbarkeit der Droseraceen in Botan. Zeitg. 1851. p. 581, vergl. damit die Aufsätze von Nitschke und Caspary in Bot. Zeitg. 1861. Kabsch: Anatom. und physiol. Unters. über einige Bewegungsersch. im Pflanzenreich 1861. p. 345. Cohn: Ueber die Bewegungen der Blätter unserer einheimischen Oxalisarten (Verh. der schles. Gesellsch. f. vaterl. Cultur 1859. p. 57).

§ 125. Periodische und paratonische Krümmungen[1]). Wenn sich eine Mimosa, ein Phaseolus, Trifolium, oder andere Leguminosen oder eine Oxalis im Phototonus befindet und durch eine hinreichend hohe constante Temperatur zu einer kräftigen Lebensthätigkeit angeregt ist (Thermotonus), so machen die Bewegungsorgane ihrer Blätter beständige Bewegungen, d. h. sie krümmen sich langsam eine Zeit hindurch abwärts, erreichen ein Maximum dieser Krümmung und beginnen sodann sich aufwärts zu krümmen, bis auch hier ein Maximum erreicht ist und die Abwärtskrümmung wieder beginnt[2]). Die Zeit, welche während einer Auf- und einer Abwärtskrümmung verläuft, hängt von der specifischen Beschaffenheit der Pflanze ab: bei der Mimose kann in tiefer constanter Finsterniss oder bei constanter Beleuchtung eine Periode einen halben Tag umfassen, bei Oxalis acetosella ebenso; die Seitenblättchen von Hedysarum gyrans dagegen machen bei hoher constanter Temperatur eine Schwingung in wenigen Minuten; ähnlich verhält sich nach Morren das Labellum von Megaclinium falcatum[3]), welches eine Hebung oder Senkung mit Zwischenpausen von 2—7 Minuten ausführt.

Diese periodisch beweglichen Organe bestehen in allen untersuchten Fällen aus einem Schwellgewebe, welches in seinem Ausdehnungsstreben durch elastische Schichten (meist einen axilen Fibrovasalstrang und die elastische Epidermis) zurückgehalten wird: in den Bewegungsorganen findet eine lebhafte Gewebespannung statt. Die periodischen Krümmungen können nur Folge periodischen Ueberwiegens der Spannung der einen und dann der anderen Seite über die Gegenwirkung der entgegengesetzten Seite sein. Apriori bieten sich hierfür zwei Möglichkeiten: entweder der Schwellungszustand des Organs bleibt derselbe aber die passiv gedehnten Schichten unterliegen abwechselnd auf der einen und der entgegengesetzten Seite einem Wechsel, einer Schwankung ihrer Elasticität, oder aber die elastischen Gewebe behalten ihre Eigenschaft unverändert und nur das Schwellgewebe bald der einen bald der anderen Seite vermehrt und vermindert sein Ausdehnungsstreben. Jeder dieser Vorgänge könnte mit einer periodischen Schwankung der Gesammtspannung im ganzen Organe verbunden sein. Die einzige bekannte Thatsache, welche eine Beziehung zur Entscheidung

1) Zur Orientirung über die periodischen und paratonischen Bewegungen, die man bisher mit einander vermengt hat, ist auf unsere §§ 16 und 18 zu verweisen. Die im natürlichen Verlauf der Dinge unter dem Wechsel von Tag und Nacht eintretenden Bewegungen sind verursacht durch das gleichzeitige Stattfinden der eigentlichen periodischen und der paratonischen Lichtreizbewegung.

2) Dass die periodische Bewegung continuirlich ist, sieht man am besten an den in constanter Finsterniss gehaltenen Pflanzen, auch im Helldunkel tritt es schon deutlich genug hervor. Bei heller Beleuchtung am Tage nehmen die periodisch beweglichen Blätter zwar auch gewöhnlich zu verschiedenen Zeiten verschiedene Lagen an, aber hier wirkt der paratonische Lichtreiz mit; bei Hedysarum gyrans ist dieser indessen so schwach, dass er die rasche periodische Bewegung der Seitenblättchen nicht stört.

3) Morren: Ann. des sc. nat. 1843. T. XIX. p. 91 ff.



dieser Frage hat, ist von Brücke entdeckt; die Gesammtspannung der Mimosengelenke nimmt in der Nacht zu, am Tage ab. Diese Thatsache steht wohl in Beziehung zu unserer Frage, aber sie entscheidet dieselbe nicht[1]; denn eine dem Wechsel von Tag und Nacht ausgesetzte Mimose zeigt die periodischen Bewegungen nicht in ihrer reinen Form, sondern vermengt mit dem paratonischen Einfluss des Lichts. Die entscheidenden Beobachtungen über die Mechanik der reinen periodischen Bewegung können nur an solchen Pflanzen gemacht werden, welche sich unter dem constanten Einfluss der Finsterniss oder des Lichts und in constanter Temperatur befinden. Die Frage ist zunächst nicht die, ob die Gesammtspannung in den Bewegungsorganen Tags eine andere ist als Nachts, sondern: ob und wie sie sich ändert, wenn das Organ bei constanter Finsterniss (oder bei constantem Licht) sich bald nach der einen bald nach der anderen Seite krümmt; es wäre z. B. zu untersuchen, wie sich der Spannungszustand ändert, wenn eine beständig im Finstern gehaltene Mimose ihre Blättchen bald auseinander bald zusammenschlägt, man müsste ebenso die Spannungszustände eines Seitenblättchens von Hedysarum kennen, wenn es aufwärts und abwärts gerichtet ist. Wenn dies festgestellt wäre, so müsste ferner noch durch Beobachtung entschieden werden, ob die Aenderungen der Spannungszustände durch das wechselnde Verhalten der passiv gedehnten oder der schwellenden Schichten veranlasst werden. Da es an Beobachtungen dieser Art fehlt, so lässt sich über die Mechanik der reinen periodischen Bewegung kein sicheres Urtheil abgeben. Aber mit einiger Wahrscheinlichkeit lässt sich doch behaupten, dass die reine periodische, von Licht-, Temperatur- und Feuchtigkeitsschwankungen unabhängige Bewegung durch Aenderung im Schwellungszustand des Parenchyms bewirkt wird. Wollte man z. B. bei Mimosa oder Oxalis annehmen, es fände eine periodische Schwankung der Elasticität des axilen Stranges statt, so würde bei der Lage desselben eher eine periodische Verkürzung und Verlängerung des Organs, als eine energische Krümmung zu erwarten sein; wollte man aber annehmen, die periodische Krümmung werde durch abwechselndes Sinken und Steigen der Elasticität der Epidermis, bald der einen bald der anderen Seite hervorgebracht, so stellt sich dem die Bemerkung entgegen, dass überhaupt die Spannung zwischen Epidermis und anliegendem Schwellkörper bei Mimosa und Phaseolus unbedeutend ist, es würde durch eine Veränderung dieser Spannung (bald auf der Ober- bald auf der Unterseite) auch nur eine unbedeutende Anregung zur Bewegung gegeben sein. Endlich ist es schwierig, sich vorzustellen, auf welche Weise eine wechselnde Zu- und Abnahme der Elasticität der passiv gedehnten Schichten stattfinden sollte; dagegen bietet es keine Schwierigkeiten, abwechselnde Steigerungen und Verminderungen des Ausdehnungsstrebens des Schwellkörpers bald auf der einen bald der anderen Seite anzunehmen[2]; es genügt in diesem Falle, dass bald auf der einen bald der anderen Seite der Wassergehalt des Schwellkörpers sich steigert oder sinkt, und dass eine solche Aenderung rasch stattfinden kann, dafür bieten die Reizkrümmungen der Mimose eine

1) Dasselbe gilt von der Angabe Lindsay's (Biblioth. of the royal society 1790 Juli), wonach die Nachtstellung durch zunehmende Turgescenz der Oberseite der Gelenke von Mimosa bewirkt wird.

2) Auch Hofmeister (III, 515) ist der Ansicht, dass die periodischen Bewegungen auf der Abwechselung stärkeren oder geringeren Ausdehnungsstrebens expansiver Gewebe beruhen.



Analogie. Denkbar wäre es allerdings auch, dass eine blosse Formveränderung der Zellen des Schwellkörpers bald auf der einen bald der anderen Seite des Organs bei gleichbleibendem Wassergehalt die periodischen Krümmungen bewirkte.

Noch dunkler als die rein mechanischen Verhältnisse der periodischen Krümmung sind die Ursachen, welche den ersten Anstoss zur Veränderung der Gewebespannung geben. Das Charakteristische der hier ausschliesslich in Betracht gezogenen Bewegungen liegt eben darin, dass sie mit Widerholung stattfinden, obgleich die äusseren Verhältnisse (Beleuchtung, Temperatur, Schwerkraft) in sehr engen Grenzen dieselben bleiben; auch an elektrische Störungen, welche die Bewegung auslösen könnten, ist kaum zu denken, da man nicht annehmen kann, dass z. B. die Bewegungen der Seitenblättchen von Hedysarum von Aenderungen der Luftelektricität u. s. w. bedingt würden; der kurzen Periode der Bewegung müsste dann eine ebenso kurze Periode im Wechsel der Zustände der Umgebung entsprechen; noch schlagender spricht gegen die Annahme solcher Ursachen die leicht zu machende Beobachtung, dass an Mimosen, Acacien, Oxalis, die man in constanter Finsterniss stehen lässt, bald die einen bald die anderen Blätter sich öffnen oder schliessen. Die supponirten äusseren Anstösse müssten also bald auf die einen bald die anderen Blätter wirken. Es bleibt daher kaum eine andere Wahl als die, dass innerhalb der Pflanze selbst durch den beständigen chemischen Process Aenderungen hervorgerufen werden, welche vielleicht durch complicirte Verhältnisse vermittelt, periodisch widerkehrende Effecte liefern, die sich schliesslich in den Spannungsdifferenzen der Bewegungsorgane geltend machen.

Unsere Unkenntniss der Vorgänge in periodisch bewegten Organen und der Ursachen derselben kann nicht überraschen, da man bisher die paratonischen Lichtwirkungen beständig mit jenen vermengt[1]) hat und zuweilen kam noch hinzu, dass man nicht hinreichend zwischen Phototonus und Dunkelstarre, zwischen Thermotonus, Kälte- und Wärmestarre unterschied. — Dass eine Mimose, ein Phaseolus oder eine Oxalis, die man am Tage plötzlich ins Finstere bringt oder auch nur stark beschattet, ihre Blätter schliesst und dass sie dieselben, wenn man sie nun wieder dem Licht aussetzt, wieder öffnet, ist ganz offenbar Folge eines Reizes, den nicht das Licht an sich, sondern den die Schwankung der Helligkeit ausübt; allein dieser Vorgang hat mit der unabhängigen periodischen Bewegung zunächst nichts gemein, zur Verwirrung aber trägt er bei, weil er (die paratonische Wirkung) mit der unabhängigen periodischen inneren Veränderung sich combinirt und so die verwickelten Erscheinungen producirt, welche diese Pflanzen zeigen, wenn sie dem regelmässigen Einfluss von Tag und Nacht und den Schwankungen der Helligkeit am Tage ausgesetzt sind. Ueber die mechanischen Veränderungen innerhalb der Bewegungsorgane, wenn sie der paratonischen Lichtwirkung unterliegen, ist nichts bekannt. Dass die Wirkung des Lichts, wenn es eine im Finstern geschlossene Mimose u. s. w. zur Oeffnung ihrer Blätter veranlasst, eine wesentlich andere ist als bei der heliotropischen Krümmung, geht schon aus § 16 und 18 hervor; der paratonische Lichtreiz hängt von der zeitlichen Schwankung der Hellig-

1) Auch ich habe diesen Fehler noch in meiner Abhandlung »Ueber das Bewegungsorgan und die periodischen Bewegungen der Blätter von Phaseolus und Oxalis« (Botan. Zeitg. 1857. p. 814) gemacht; in meiner späteren Abhandlung über die verschiedenen Starrezustände beweglicher Organe (Flora 1853. p. 467 ff.) aber auf den Unterschied aufmerksam gemacht. De Candolle (Phys. II. p. 640. Röper's Uebers.) war, wie es scheint, schon auf eine ähnliche Vorstellung gekommen, ohne sie indessen consequent festzuhalten.



keit ab, die heliotropische Wirkung ist dagegen Folge einer ungleichseitigen Helligkeit, die paratonische Oeffnung geschlossener Blätter hat keine Beziehung zur Richtnng des Lichts während die heliotropische Krümmung eine solche Beziehung auffallend deutlich zeigt, die paratonische Wirkung des Lichts erfolgt nur dann, wenn die Pflanze sich im Phototonus befindet, eine dunkelstarre Pflanze unterliegt ihm nicht; die heliotropische Krümmung ist unabhängig von dem phototonischen Zustand des Gewebes; endlich kann dasselbe Bewegungsorgan gleichzeitig die paratonische und die heliotropische Krümmung machen; Blätter von Phaseolus und Mimosa[1]), die an einem Fenster stehen, biegen ihre Gelenke concav nach diesem hin (heliotropisch), zugleich sind die Letzteren im Licht auch concav nach oben, im Dunkeln concav nach unten gekrümmt (paratonisch).

Schon § 18 habe ich eine Tabelle über die periodische Bewegung der Mimose in constanter Finsterniss und bei constanter Temperatur mitgetheilt; hier lasse ich noch meine Beobachtungen an einigen anderen periodisch beweglichen Pflanzen folgen[2]): Die Blätter von Acacia lophantha sind für Erschütterung unempfindlich, unterliegen aber dem Lichtreiz (der paratonischen Wirkung), indem sie sich bei plötzlicher Verdunkelung schliessen, bei Beleuchtung öffnen und sie zeigen ausserdem energische periodische Bewegungen. Im Finstern dauern die Letzteren einige Tage lang fort, werden dann unregelmässig und hören endlich auf; bringt man die dunkelstarr gewordene Pflanze sodann an das Licht, und wieder ins Finstere, so bleiben die Blätter ebenfalls unbewegt, sie sind in diesem Zustand der paratonischen Wirkung nicht mehr zugänglich. So wie bei Mimosa ist aber auch hier eine dauernde Insolation im Stande, die Beweglichkeit in beiden Richtungen wieder herzustellen, die periodische Beweglichkeit und die paratonische Eigenschaft tritt dann wieder hervor. — Am 20. April 1863 wurde eine junge, mit 9 kräftigen Blättern versehene Pflanze dieser Art in einen Holzschrank gestellt, in welchem auch das Thermometer dicht neben der Pflanze hing. Die Beobachtungen wurden stündlich gemacht, in der folgenden Tabelle sind aber der Kürze wegen nur die Beobachtungen, bei denen eine erhebliche Veränderung wahrgenommen wurde, aufgenommen.

April 1863.	Stunde.	°C.	Acacia lophantha im Finstern.
20.	9 Abd.	17,5	Blätter geschlossen (Nachtstellung).
21.	6 Morgens	17,5	Blättchen 90° geöffnet.
	12 Mittags	18	Blättchen 180° geöffnet.
	6 Abds.	17,5	Blättchen 60°—70° geöffnet.
	9 Abds.	17,0	Die älteren Blätter halb offen, die jüngeren geschlossen.
22.	6 Morgens	17,0	Blättchen circa 130° offen, secundäre Stiele unregelmässig abwärts.
	12 Mittags	18,0	Blättchen 180° offen; ditto.
	4 Abds.	18,7	Blättchen beginnen sich zu schliessen.
	9 Abds.	18,0	Untere Blätter offen, obere halboffen.
23.	7 Morgens	17,7	Alle Blättchen auf 180° geöffnet.
	12 Mittags	16,6	Ebenso.
	10 Abds.	16,2	Ebenso.
24.	6 Morgens	15,6	Die oberen Blätter nicht ganz plan.
	12 Mittags	16,2	Sämmtliche Blätter 180° offen.
	10 Abds.	15,6	Obere Blätter unregelmässig.
25.	6 Morgens	15,0	Sämmtliche Blättchen plan ausgebreitet.

1) Ausser den paratonischen und heliotropischen können die Blätter beider noch die unabhängige periodische Bewegung ausführen, beide sind zudem durch den Einfluss der Schwerkraft zenithwärts krümmbar; also vier verschiedene Bewegungen durch dieselben Gelenke ausgeführt, dazu kommt bei Mimosa noch die Reizbewegung als fünfte.

2) J. Sachs: »Die vorübergehenden Starrezustände periodisch beweglicher und reizbarer Organe« Flora 1863. p. 487 ff.



Nachdem die Pflanze, wie der Schluss der Tabelle zeigt, ihre periodischen Bewegungen bis auf höchst geringe Spuren eingestellt hatte, wurde sie nun bei trübem Licht an ein Fenster gestellt, wo sie binnen 2 Stunden ihre Blättchen tief abwärts auseinander schlug (sie weit über 180° öffnete), dann traten auch geringe Stellungsänderungen an den secundären Stielen ein. Um 12 Uhr Mittag wurde diese dunkelstarre und eine im phototonischen Zustand befindliche Acacia in das Finstere gestellt, jene veränderte ihre Blattstellung nicht, die andere dagegen nahm in einer Stunde tiefste Nachtstellung an. Darauf wurden beide ans Fenster gestellt, wo die dunkelstarre Pflanze ihre Blattlage ebenfalls unverändert beibehielt, die noch im phototonischen Zustand befindliche ihre Blättchen bei trübem Himmel in einer Stunde wieder öffnete. Am Abend dieses Tags blieben (um 5 Uhr) die unteren 6 Blätter noch starr offen, die oberen (8 und 9) schlossen sich; am nächsten Tage kehrte die gewöhnliche Beweglichkeit unter Annahme der Tagstellung wieder; die Pflanze hatte im Finstern keinen Schaden genommen. — Ein anderes Exemplar von Ac. lophantha wurde am 25. Juni ins Finstere gestellt; die Temperatur schwankte diesmal zwischen 20—25° C., und es dauerte 12 Tage bis jede Spur von periodischer Bewegung im Finstern verschwand; die unteren Blätter wurden schon am 4. Tage unbeweglich und das Aufhören der Beweglichkeit schritt am Stamme aufwärts fort, die jüngsten Blätter wurden zuletzt starr. Als die Pflanze am 12. Tage an die Sonne gestellt wurde, fielen die Blättchen der unteren Blätter ab, die oberen schlossen sich halb; diese Stellung behielten sie auch in der folgenden Nacht; am folgenden Tage trat (im Licht) die Tagstellung wieder ein.

Bei Trifolium incarnatum sind die drei Blättchen am Tage plan ausgebreitet, Nachts nach oben zusammengeschlagen; sie sind paratonisch reizbar (durch wechselnde Helligkeit), indem sie sich bei Verdunkelung schliessen, bei Tageslicht sich wieder öffnen; auch hier wird diese Beweglichkeit durch anhaltende Verdunkelung beseitigt. Zu den folgenden Beobachtungen wurden in Blumentöpfen cultivirte Pflanzen benutzt:

März 1862.	Stunde.	Trifolium incarnatum im Finstern.
20.	12 Mittags	mit Tagstellung der Blätter in den finsteren Raum gestellt.
	4 Abends	die meisten Blättchen aufwärts gerichtet.
	9 Abends	sämmtliche Blätter aufwärts (Nachtstellung).
21.	7 Morgens	sämmtliche Blättchen ausgebreitet (Tagstellung).
		ebenso den Tag über.
	9 Abends	die meisten Blätter in Nachtstellung, einige offen.
22.	7 Morgens	sämmtliche Blätter in Tagstellung, flach ausgebreitet.
	12 Mittags	Blättchen abwärts geschlagen.
	8 Abends	ebenso, etwas unregelmässig.
23.	8 Morgens	die meisten Blätter in Tagstellung, einige in Nachtstellung.
	3 Nachmittag	sämmtlich flach ausgebreitet.
	9 Abends	sämmtliche Blättchen abwärts geschlagen.
24.	7 Morgens	die meisten Blättchen noch abwärts gerichtet, einige in Nachtstellung.

Die Blättchen hatten eine Stellung angenommen, welche im normalen (phototonischen) Zustand niemals eintritt und welche charakteristisch für die Dunkelstarre ist. — Am 24. März wurde die Pflanze an das Fenster gestellt, wo die Blättchen selbst nach dreistündiger Besonnung noch ihre frühere Stellung starr behielten, am Abend aber nahmen sie ihre gewohnte Nachtstellung wieder ein und verhielten sich am nächsten Tage normal. Mehrere andere Versuche führten zu demselben Resultat. Dass die periodische Bewegung auch hier im Finstern nicht von Temperaturschwankungen abhängt, zeigte mir eine 3 Tage fortgesetzte Beobachtung (Septb. 1860), wo die Lufttemperatur des Kastens, in dem sich die Pflanze befand in den beiden ersten Tagen nur zwischen 15,5 und 15,8° C. schwankte, ohne dass diese geringen Schwankungen eine regelmässige Beziehung zu den periodischen Bewegungen erkennen liessen.



Ein im Mai 1863 in's Finstere gestelltes Exemplar von Oxalis acetosella zeigte bei 20 — 22° C. am ersten Tage eine Verdoppelung der Periode, sie öffnete sich Morgens um 6 Uhr, dann stellten sich die Blättchen halb abwärts, um 12 Uhr Mittags standen sie wieder kelchartig aufwärts und so blieben sie bis 7 Uhr Abends; in der Nacht wurden die Stellungen unregelmässig; an einigen Btättern stellten sich die Blättchen horizontal, an anderen abwärts. Geringere und sehr unregelmässige Stellungsänderungen erfolgten auch in den folgenden Tagen, sie hörten erst am 7. Tage auf, wo die Reizbarkeit für Erschütterung noch nicht ganz verschwunden war; starke Erschütterung bewirkte noch eine geringe Senkung der Blättchen. Am Fenster nahm die Pflanze ihre Beweglichkeit nach einigen Tagen wieder an, doch verdarben die meisten Blätter. (An einem schwach beleuchteten Orte, wo die Mimose ihre Beweglichkeit nach wenigen Tagen verliert, behält Oxalis acet. die ihrige nicht nur, sondern sie vegitirt daselbst kräftig fort.) Cohn[1]) fand bei Oxalis acetosella, die er um 10 Uhr Abends mit Nachtstellung in einen finsteren Raum gestellt hatte, am folgenden Morgen um 4 Uhr die Blättchen horizontal ausgebreitet, gleich denen am Fenster; darauf sollen nach Cohn's Behauptung die Blättchen im Finstern beständig horizontal geblieben sein, eine wirkliche Nachtstellung trat bei 3 tägigem Verharren im Finstern nicht mehr ein, doch waren die Blättchen nach dieser Zeit noch für Erschütterung reizbar. An's Fenster gestellt, richteten sich die noch immer horizontalen Blättchen in 1 — 2 Stunden auf, so dass sie mit ihren Oberflächen eine Hohlpyramide bildeten.

Nach Cohn richten sich die mitten in der Nacht neben eine Argand'sche Lampe gebrachten Blättchen auf und nehmen die ausgebreitete Tagstellung an. Dagegen gelang es De Candolle[2]) nicht, die tägliche Periode von Oxalis stricta und incarnata durch künstliche Beleuchtung zu ändern. Von den Mimosen hatte schon Mairan 1720 behauptet, dass sie an einem constant dunkeln Ort ihre periodischen Bewegungen machen; du Fay[3]) der diess citirt, hielt diese Behauptung für ungegründet, weil seine Pflanzen im Keller der Pariser Sternwarte sich zwar ausbreiteten, dann aber starr blieben: der Widerspruch löst sich wohl damit, dass sie bei der niederen constanten Temperatur von 11° in Kältestarre verfallen waren. Die periodische Bewegung im Finstern wurde von Du Hamel, De Candolle und Dutrochet[4]) beobachtet, der Letztere beschrieb auch schon den Eintritt der Dunkelstarre und ihre Aufhebung durch hinreichend lange dauernde Beleuchtung. — Ueber die Beschleunigung der periodischen Bewegung der Mimose bei constanter Beleuchtung liegt nur die Angabe De Candolle's vor[5]), wonach zwei Exemplare in einem mit 6 Argand'schen Lampen beleuchteten Keller ihre Blätter nach Mitternacht um 2 Uhr öffneten und sie schon 3 Uhr Nachmittags wieder schlossen; am folgenden Tage öffneten sich die Blätter schon um Mitternacht und schlossen sich um 2 Uhr Nachmittags. Die Beschleunigung der Periode im Finstern habe ich Flora 1863 Nr. 31 beschrieben. Ein am 15. August 1822 Abends um 6 Uhr bei 22,5° C. in's Finstere gebrachtes Exemplar hatte um 7 Uhr die Nachtstellung, am nächsten Morgen (18, 7° C.) um 5½ waren die Blätter noch geschlossen, um 7 Uhr halb offen (bei 20° C.), um 8 Uhr aber wieder geschlossen, um 12 Uhr Mittags wieder halb offen (bei 21, 2° C.), um 1 Uhr Nachmittags auf 30° geöffnet, um 3 Uhr betrug der Oeffnungswinkel der Blättchen eines Blattes 60°, bei einem anderen 30°, um 5 Uhr Abends (22, 5° C.) bei beiden 30°, um 7 Uhr Abends 20 bis 30°; am folgenden Tage 7 Uhr Morgens waren die Blättchen ganz geschlossen, um 12 Uhr einzelne Blättchen verschieden offen, andere geschlossen (21, 2° C.); um 2½ Uhr sämmtliche Blättchen fast geschlossen, um 6 Uhr Abends ganz geschlossen; am dritten Tage um 6 Uhr Morgens die Blättchen weit geöffnet, aber unregelmässig gestellt; die Blättchen

1) Bericht der Verh. der bot. Section der schles. Gesellsch. f. vaterländ. Cult. 1859. p. 57.
2) De Candolle: Physiol. II. p. 640 Röper's Uebers.
3) Acad. das scienes. Paris 1736.
4) Dutrochet: Mém. I. p. 555.
5) Bei Meyen: Physiol. III. p. 480.

waren nicht mehr, die Stiele kaum reizbar (16, 5° C.); um 12 Uhr Mittags waren die Blättchen flach ausgebreitet. Um 2 Uhr Nachmittag wurde die Pflanze, die ihre Reizbarkeit nun verloren hatte, aber noch immer unregelmässige Bewegungen machte an ein Fenster gestellt, welches nicht von der Sonne getroffen wurde. Um 3½ Uhr (21, 2°C.) standen die Stiele stark aufwärts, die Blättchen hatten sich abwärts geschlagen, also weit über ihre gewöhnliche Tagstellung hinaus geöffnet; Reizbarkeit war selbst um 6 Uhr Abends noch nicht vorhanden, aber die Blättchen schlossen sich in der Nacht; am folgenden (4.) Tage öffneten sich die Blättchen Morgens 7 Uhr, aber erst um 11 Uhr begann die Reizbarkeit für Erschütterung sich wieder zu zeigen. — Mehrere im Juli und August 1865 in's Finstere gestellte Mimosen zeigten ebenfalls am 1. und 2. Tage beständige langsame Bewegung ihrer Blättchen und zwar so, dass sie am Morgen sich zu verschiedenen Stunden (an verschiedenen Blättern) öffneten, im Lauf des Vormittags sich zusammenneigten, so dass sie Nachmittag 1 — 3 Uhr geschlossen waren um sich im Laufe des Nachmittags nochmals zu öffnen und Abends zu schliessen.

Aus allen diesen Thatsachen, zusammengehalten mit dem Verhalten der Pflanzen, wenn sie dem Wechsel von Tag und Nacht ausgesetzt sind, folgt, dass es periodische Bewegungen giebt, welche durch den Wechsel der Helligkeit nicht hervorgerufen werden, dass die periodisch beweglichen Organe aber bei vielen Pflanzen durch den Wechsel der Helligkeit gereizt werden, derart, dass sie bei Verdunkelung sich schliessen und bei Steigerung der Helligkeit sich öffnen. Die gewöhnliche tägliche Periode ist die resultirende aus den Wirkungen der eigentlichen inneren periodischen Zustandsänderungen und der paratonischen Lichtreize.

Es würden sich aus der Literatur noch verschiedene Thatsachen beibringen lassen, welche auf die Mechanik der periodischen und paratonischen Bewegung sich beziehen, da aber überall die beiden Arten der Bewegung nicht auseinander gehalten wurden, so gewähren sie keine klare Einsicht, weshalb ich sie hier übergehe. Die Mechanik dieser Bewegungen muss, indem man sie streng von einander sondert, ganz von Neuem studirt werden. — Auch die anatomischen Verhältnisse der Bewegungsorgane sind noch nicht hinreichend mit Rücksicht auf ihre mechanische Bedeutung studirt; nach Ratschinsky[1]) soll das Schwellgewebe bei Kennedya floribunda und Robinia pseudacacia, deren Gelenke sich Nachts abwärts krümmen, auf der Oberseite wie bei Mimosa dickwandiger sein als auf der Unterseite, bei Lathyrus odoratus, wo die Krümmung Nachts aufwärts geschieht, soll es dagegen umgekehrt sich verhalten.

Die mechanischen Einrichtungen, welche die periodischen Bewegungen der Blüthentheile zumal der Corollen vermitteln, sind ebenso wie die äusseren oder inneren Anstösse, durch welche jene in Bewegung versetzt werden, mit einer Ausnahme noch unbekannt; in den allermeisten Fällen ist es ungewiss, ob innere periodische Veränderungen oder aber Schwankungen der Temperatur, der Luftfeuchtigkeit, des Lichts die Veranlassung der Spannungsänderung der Gewebe werden; der grösste Theil der darüber vorhandenen Literatur erhebt sich kaum über das Niveau lückenhafter Beschreibung der Aeusserlichkeiten[2]); die z. Th. sehr eingehenden Untersuchungen Dutrochet's[3]) über den Mechanismus dieser Bewegungen sind durch seine endosmotischen Theorien so getrübt, dass eine kritische Sichtung derselben erst dann möglich sein wird, wenn wir in Besitz planmässig mit Rücksicht auf die Gewebespannung angestellter Beobachtungen sein werden. — Die einzige dem gegenwärtigen Stand der Lehre von der Gewebespannung entsprechende Untersuchung über die Bewegung von Perigonblättern wurde von Hofmeister gemacht;[4]) sie zeigt, dass in

---

1) Ratschinsky: Ann. des sc. nat. 1858. IX. p. 183.

2) Einiges Brauchbare enthält P. De Candolle's Abhandlung in Mémoires présentés à l'Institut des sciences pardivers savans 1806. T. I. p. 337 ff. ferner De Candolle Physiol., Röper's Uebers. II. p. 24 ff. Vergl. auch Meyen: Physiol. III. p. 475 ff. u. J. Sachs: Bot. Zeitg. 1865. p. 130 und 136.

3) Dutrochet: Mémoires u. s. w. I. p. 472 ff.

4) Hofmeister: III. p. 516.

manchen Fällen eine Bewegung derartiger Organe auf Temperaturschwankungen beruhen kann. Werden die Blumen der gewöhnlichen Gartentulpe kurz nach dem Aufblühen (in der Tagstellung der Perigonblätter) in einen völlig dunkeln Raum von annährend constanter (zwischen 17, 7⁰ und 18° R. schwankender) Temperatur gebracht, so schliessen sie sich zunächst, öffnen sich aber wieder, schliessen sich auf's Neue und sofort mehrere Tage hindurch. Am ersten Tage ist der Gang der Bewegung dem unter normalen Verhältnissen ziemlich gleich, dann wird es mit jedem Tage unregelmässiger. Eine Erhöhung der Temperatur um wenige Grade im Finstern bringt geschlossene Blumen rasch zum Oeffnen oder vermehrt die Oeffnung schon aufgeblühter, eine entsprechende Abkühlung ruft die Schliessung hervor. Das Oeffnen erfolgt aber überraschend schnell, wenn die Temperatursteigerung eine plötzliche und bedeutende ist. Als Hofmeister eine völlig geschlossene Blume aus Luft von 16° R. in ausgekochtes Wasser von 32° R. brachte, traten die Spitzen zweier gegenüberstehender Perigonblätter in 1 Minute um 15 Millim. auseinander, nach 6 Minuten stieg die Oeffnung auf 21 Millim. Bei diesem Versuch wurde die in den Intercellularen enthaltene Luft vom Wasser absorbirt und dieses erfüllte jene, die Perigonblätter wurden durchscheinend. Von da ab machten sie im Wasser keine weiteren Bewegungen, blieben bei Abkühlung desselben bis zu 14° R. offen und verharrten in dieser Stellung zwei Tage lang; jetzt aus dem Wasser genommen behielten sie jede beliebige Stellung, die ihnen durch Beugung gegeben wurde; erst nach weiteren 24 Stunden begann die Blume sich wieder zu schliessen; von da ab machte sie in freier Luft und im Licht, mit dem Stiel in Wasser gestellt, noch mehrere Tage lang den gewöhnlichen Wechsel zwischen Tag- und Nachtstellung durch. (Ob die Intercellularen sich wieder mit Luft gefüllt hatten?)

Die Bewegungen der Perigonblätter werden nach Hofmeister durch Krümmungen des unteren Viertheils oder Fünftheils derselben vermittelt. Auch mediane Längsstreifen, die man herausschneidet zeigen sie. Wird an einem solchen, der von der Seite gesehen, einen nach innen concaven Bogen darstellt, die Epidermis der Innenseite abgezogen, so vermindert sich die Krümmung des Bogens oft bis zum völligen Verschwinden, bei Schnitten aus geöffneten Blüthen bis zum Convexwerden nach Innen. Wird nun auch die Epidermis der Aussenseite weggenommen, so tritt die nach Innen concave Krümmung des Streifens wieder ein; an Streifen aus geschlossenen Blumen ist die Krümmung weit stärker als an solchen aus geöffneten; wird ein beiderseits geschälter Streifen, der einer geschlossenen Blume bei gewöhnlicher Temperatur entnommen ist, in Wasser von 30 — 32° R. gelegt, so vermindert sich die Krümmung sehr beträchtlich: »ein weiterer Beweis, fügt Hofmeister hinzu, für den oben ausgesprochenen Satz, dass Differenzen des Ausdehnungsstrebens antagonistisch gestellter expansiver Gewebe, nicht Differenzen der Dehnbarkeit passiv gedehnter Gewebe, die periodischen Bewegungen von Pflanzentheilen vermitteln.«

§ 126. Positive heliotropische Krümmung.[1]) Wird ein concav gegen das Licht gekrümmter Stengel oder Blattstiel der Länge nach gespalten, so wird die Concavität der concaven Lichtseite noch gesteigert, die Convexität der Schattenseite dagegen vermindert sich und in manchen Fällen (wenn die Lichtkrümmung an sehr saftigen und mit lebhafter Gewebespannung versehenen Organen soeben erst eingetreten ist) krümmt sich diese Längshälfte sogar concav nach aussen d. h. nach der Schattenseite hin; jedoch ist diese neue Krümmung meist schwächer als die Concavität der Lichtseite nach dem Lichte hin. Dieses Verhalten zeigt, 1) dass an dem unverletzten heliotropisch gekrümmten Organ eine Spannung zwischen der Lichthälfte und der Schattenhälfte bestand, und dass das Streben der ersteren, sich dem Lichte zuzukrümmen grösser war als das des Letzteren, dass diese passiv mitgezogen wurde; 2) dass in der abgetrennten

1) Die Beziehungen derselben zum Licht s. § 16 und 17.

Lichthälfte des Organs die Spannung zwischen den äusseren, passiven, elastischen Schichten und den weiter nach innen liegenden activ schwellenden Gewebeschichten einen grösseren Werth hat als die Spannung zwischen den äusseren passiven Schichten der Schattenseite gegen ihre zugehörigen inneren Schwellgewebe; der Grad der Krümmung, den jede Hälfte für sich annimmt ist der Ausdruck der in ihr bestehenden Spannungen, die Krümmung des unverletzten Organs die Resultirende beider. Denkt man sich nun die gespannten Schichten von einander vollständig getrennt, so dass jede elastische und jede schwellende Schicht sich selbst überlassen ihre Spannung ausgleicht und ihre wahre Länge annimmt, so muss nach dem Gesagten der Längenunterschied zwischen der beleuchteten Epidermis und dem ihr anhängenden Parenchym grösser sein als der gleichnamige Unterschied in der Schattenhälfte; die Längenunterschiede der einzelnen nicht mehr gespannten Schichten können als ein Maass ihrer Spannung im unverletzten Zustand angesehen werden.

I. Der mit dem abgeschnittenen unteren Ende in Wasser gestellte belaubte und blüthentragende Stengel einer Gartenbalsamine hatte sich in 18 Stunden concav gegen das Fenster hin gekrümmt. Das untersuchte 230 Millim. lange Stück [1]) machte einen Bogen von ungefähr 55°; der Rindenstreif [2]) der concaven Lichtseite wurde abgezogen, ebenso der auf der Schattenseite, so dann auf jener und dieser ein Streifen des sehr saftigen, weichen Holzgewebes abgespalten und endlich das Mark von allen noch anhängenden Theilen mit einem scharfen Messer befreit. Jeder dieser Streifen wurde auf ein steifes Papier gelegt, seine Endpuncte bezeichnet, und sodann die Längen gemessen:

Gewebestreif	Länge in Millim.	Differenz zwischen a und b, d und e.	Differenz zwischen a und c und c und e.
a. Rinde der conc. Lichtseite . .	227,5	1,1	
b. Holzstreifen » . .	228,6		17,5
c. befreites Mark	245,0		
d. Holzstreifen d. conv. Schattenseite	232,3	0,3	13,0
e. Rinde der . – . . – . .	232,0		

Es bestand demnach eine geringe Längendifferenz (Spannung) zwischen Rinde und Schicht sowohl auf der Licht- wie auf der Schattenseite, aber die erstere war bedeutend grösser (1,1) als die andere (0,3); ebenso bestand auf beiden Seiten eine Längendifferenz (Spannung) zwischen Rinde und Holz einer- und dem Mark anderseits; auch diese Spannung ist auf der beleuchteten Hälfte grösser als auf der Schattenseite (17,5 zu 13,0). Endlich bemerkt man, dass der Holzstreif der Schattenseite factisch länger ist (um 3,7 Mill.) als der der Lichtseite; ebenso ist der Rindestreif der Schattenseite um 4,5 Millim. länger als der der beleuchteten Seite; in dem befreiten Mark bestand keine weitere Spannung,

1) Das Stammstück wurde mit der concaven Seite gegen ein Papier gedrückt, an beiden Enden mit einem scharfen Messer senkrecht zu seiner Axe abgeschnitten und seine Länge durch zwei Puncte auf dem Papier fixirt. Diese Methode ist zwar mit einer passiven Dehnung der concaven Seite verbunden und könnte insofern Bedenken erregen, allein die Krümmung stellt sich nahezu genau wieder her; jedenfalls scheint mir dieses Verfahren sicherer als die Berechnung des Bogens, weil der letztere niemals ein wirklicher Kreisbogen ist und mannichfache Unregelmässigkeiten besitzt.

2) Rinde sammt Epidermis.

es blieb gerade, folglich war seine Licht- und Schattenseite gleich lang. Demnach war die Convexität der Schattenhälfte des unverletzten Stengels hier nicht dadurch bewirkt, dass die Schattenseite des Markes eine grössere Expansibilität entwickelt hätte, als die Lichtseite desselben, sondern die Krümmung rührte zunächst daher, dass die passivgedehnten äusseren Schichten der Schattenseite factisch länger gewachsen waren als die der Lichtseite, also dem Ausdehnungsstreben des Markes auf dieser Seite einen grösseren Spielraum gewährten als auf der gegenüberliegenden; ob dabei die passivgedehnten Schichten der Schattenseite auch noch dehnbarer und weniger elastisch geworden waren als die der Lichtseite, habe ich nicht untersucht.[1])

II. Zu einer etwas abweichenden Folgerung führt folgende Beobachtung: Ein sehr kräftiger gerader Stammgipfel von Cucurbita (etwa 40 Cm. lang) wurde abgeschnitten und mit dem unteren Theil in Wasser tauchend aufrecht an ein Fenster gestellt. Nach 46 Stunden hatte der mittlere Theil sich dem Lichte concav entgegen gekrümmt; das gekrümmte Stück wurde herausgeschnitten, mit der concaven Seite auf ein Papier so angedrückt, dass es dieses seiner ganzen Länge nach berührte, sodann oben und unten senkrecht zur Axe abgeschnitten und seine Länge durch zwei Bleistiftpuncte auf dem Papier bezeichnet und gemessen (s. die Anm. zu I.); das 207,5 Millim. lange Stück bildete einen Bogen von 50°. Darauf wurde rechts und links (parallel der Krümmungsebene) durch zwei Secantenlängsschnitte je etwa $^1/_4$ des Stammes weggenommen; da derselbe hohl ist, wurde hierdurch der concave und convexe Theil vollständig getrennt (jeder etwa $^1/_4$ des Ganzen ausmachend); der concave Streifen steigerte seine Krümmung sofort zon 50° auf 140°, der convexe Streifen aber schlug zurück, (die vorher convexe beschattete Epidermis wurde nach der Schattenseite hin concav) und machte eine entgegengesetzte Krümmung von 95°. Demnach war die Krümmung des ganzen Organs von 50° die Resultirende aus zwei stärkeren und einander entgegengesetzten Krümmungen, indem der Lichtstreifen sich auf 140° nach dem Licht, der Schattenstreifen auf 95° nach dem Schatten hin zu krümmen suchte. — An jedem der beiden Längsstreifen wurde nun mit einem scharfen Messer ein Schnitt parallel mit der Oberfläche, möglichst dicht unter der Epidermis hin geführt; so erhielt ich je einen »Epidermisstreifen« und einen zugehörigen Theil, der aus dem Parenchym und den (weichen leicht dehnbaren) Gefässbündeln bestand; diese Streifen wurden nun in der unter I. angegebenen Art gemessen.

Gewebe	Länge in Millim.	Differenzen: b — a / c — d	c — b	d — a
a) Epidermis der Lichtseite . .	205,0	= 5 Mill.		
b) Parenchym - . -	210,0			
			. . = 3,5 Mill.	= 4 Mill.
c) Parenchym der Schattenseite .	213,5	= 4,5 Mill.		
d) Epidermis - . . . - . .	209,0			

1) Hofmeister (III, p. 515) sagt, die Lichtkrümmung beruhe darauf, dass die Dehnbarkeit der passiv gedehnten Schichten der Lichtseite abnimmt; der Ausdruck entspricht nicht ganz dem von mir allerwärts beobachteten Verhalten; die passiv gedehnten Schichten der

Abweichend von dem vorigen fand in diesem Falle eine nicht unbeträchtliche Längendifferenz des expansiblen Gewebes (nach der Ausgleichung der Spannungen) der Licht- und Schattenseite statt, das Parenchym der letzteren war 3,5 Mill. länger als das der ersteren. Trotz dem beruht die Lichtkrümmung des ganzen Organs auch in diesem Falle nicht auf der überwiegenden Ausdehnung des Schwellgewebes der Schattenseite allein, sondern auch auf dem grösseren Längenwachsthum der äusseren passiven Schicht (»Epidermis«) dieser Seite, welche um 4 Mill. länger war als die der Lichtseite. Die ganze Schattenseite des Organs ist länger (ohne Spannung gedacht) als die gesammte Lichtseite und zugleich ist in ihr die Spannung zwischen Parenchym und Epidermis geringer als in jener (4,5 : 5), die Schattenseite dieses hohlen Stengels ist also schlaffer als die Lichtseite. Hiermit stimmt eine frühere Angabe Hofmeister's (I. p. 203) bezüglich einer Keimpflanze von Cucurbita; das hypocotyle Glied derselben hatte sich in einem Bogen von 76° 24′ dem Lichte zugekrümmt. Bei einer Länge von 80,82 Millim. Nach der Längsspaltung krümmte sich die concave Längshälfte auf 81° 36′ und zeigte die sehr beträchtliche Längenzunahme auf 86,98 Millim. Die convexe Längshälfte war nur noch in einem Bogen von 58° 44′ gekrümmt dafür aber auf 87,79 Millim. verlängert[1].

III. Eine junge, etwa 40 Ctm. hohe im Topf erwachsene, mit mehreren grossen Blättern besetzte Pflanze von Nicotiana Tabacum wurde entfernt von einem Fenster vor einem dunklen Hintergund aufgestellt und als sie nach 48 Stunden eine leichte Krümmung der jüngeren Internodien zeigte, in der bei I. und II. angegebenen Art untersucht. Das 133 Millim. lange gekrümmte Stück bildete einen Bogen von 30°. Auf der convexen und concaven Seite wurde je ein aus Epidermis, Rinde und Holz bestehender Streif abgezogen (ohne anhängendes Markparenchym, was hier leicht zu bewerkstelligen ist); der Streif der Lichtseite nahm nun sofort eine Krümmung von mehr als 360° an, in dem er eine Schneckenlinie bildete, deren stärkst gekrümmter Theil dem nach dem Gipfel hin liegenden Ende zugehörte. Entgegengesetzt krümmte sich der abgezogeneStreif der convexen Schattenseite so, dass auch hier die Concavität auf Seiten der Epidermis (nach dem Schatten hin) lag; die Krümmung war auch hier mehr als eine ganze Windung einer Schneckenlinie. *Das Mark, nachdem alle äusseren Schichten abgeschält, behielt die Krümmung, welche das unverletzte Stammstück gehabt hatte* (30°). Da in diesem Falle die einander entgegengesetzten Krümmungen der passivgedehnten Schichten der Licht- und Schattenseite einander nahezu gleich waren, so hätten sie für sich allein, mit ihren inneren Seiten verwachsen, ein gerade gestrecktes Ganze geben müssen; da das Mark, welches zwischen ihnen lag für sich allein nahezu dieselbe Krümmung behielt, wie das ganze Organ, so folgt, dass die Schattenseite des Markes mehr in die Länge gewachsen war und so die Krümmung des Ganzen vorzugsweise bewirkte; dabei kam ihm aber der Umstand zu Hilfe, dass auch

---

Lichtseite sind zunächst nur kürzer als die der Schattenseite, ob sie zugleich auch weniger dehnbar sind, lasse ich dahin gestellt.

[1]) Dieser Versuch lässt indessen nicht erkennen, ob die stärkere Verlängerung der Schattenseite von einer Zunahme der Dehnbarkeit ihrer passiven Schichten oder von einem anderen Umstande herrührt.



die Schattenseite der passiven Schichten eine etwas grössere Länge angenommen hatte als auf der Lichtseite:

Gewebe isolirt	Länge in Mill.	Differenz b — a, b — c	c — a.)
a) beleuchtete, passive Schicht . .	131,5	5,5 Mill.	1,0 Mill.
b) Markcylinder	137,0		
c) beschattete passive Schicht . .	132,5	4,5 Mill.	

Ein ähnliches Resultat gab ein anderes ebenso behandeltes Exemplar derselben Art. Hier war die (schneckenförmige) Krümmung des Epidermis-, Rinde-Holz-Streifens der Schattenseite sogar stärker als die des Streifens der Lichtseite; aber der Streifen der Schattenseite war um 2,5 Mill. länger als der gegenüberliegende, konnte also dem sich krümmenden Marke leichter nachgeben und wurde so convex; die Längen des auf 25⁰ gekrümmten Stückes waren:

a) beleuchtete passive Schichten	87,0 Mill.	. 5 Mill.	. 2,5 Mill.
b) Mark	92,0 –		
c) beschattete passive Schichten	89,5 –	. 2,5 –	

Diese Versuche sind leider nicht zahlreich genug, um mit Sicherheit ein Gesetz aus ihnen abzuleiten; sie wurden erst wenige Tage vor dem Niederschreiben dieses § unternommen, so dass Mangel an geeignetem Material und an Zeit ihrer Fortsetzung entgegentrat. Indessen zeigen diese Beobachtungen doch deutlich, dass die heliotropische Krümmung nicht ausschliesslich auf einer verschiedenen Dehnbarkeit der passiv gedehnten Schichten der Licht- und Schattenseite, sondern zunächst auf einem verschiedenen Längenwachsthum derselben beruht und dass unter Umständen auch das expansible Parenchym auf der Schattenseite sich stärker verlängert; die vorliegenden Beobachtungen lassen sich einstweilen dahin ausdrücken, dass bei Stammstücken, welche sich concav gegen das Licht hinkrümmen, die passiv gedehnten Gewebe der Schattenseite vermöge ihres gesteigerten Längenwachsthums dem Ausdehnungsstreben des Parenchyms auf dieser Seite einen freieren Spielraum gewähren (Beob. I, II, III) und dass zuweilen das Längenwachsthum des Parenchyms auf der Schattenseite eine Steigerung erfährt (II und III); die Gewebespannung kann hierbei in sehr verschiedener Weise auftreten.

Durch meine Ergebnisse wird noch mehr, als es durch Hofmeister schon geschah[1]) die schon von De Candolle[2]) gegebene Erklärung der heliotropischen Krümmung, wonach dieselbe auf einem durch Lichtmangel gesteigerten Längenwachsthum der Schattenseite (etiolement) beruht, wieder in ihr Recht eingesetzt. Wenn Dutrochet und andere nach ihm diess durch die Beobachtung, dass nach der Längsspaltung die Lichthälfte ihre Krümmung vermehrt, die Schattenhälfte sie mindert (oder gar zurückschlägt), widerlegt glaubten, da dies zeige, dass nicht die Schattenseite sondern die Lichtseite die active sei, so ist dagegen zu bemerken, dass dieser letzte Ausdruck auf die wirklich vorhandenen Verhältnisse eigentlich nicht recht passt. Man ging offenbar von der Annahme aus, das

1) Hofmeister I, 203.
2) De Candolle: Physiol. végét. Paris 1832. III. p. 1083.

gesteigerte Längenwachsthum der Schattenseite könne nur dadurch im Sinne De Candolle's die Lichtkrümmung bewirken, dass sie die Lichtseite des Organs hinüber drängt; obgleich dies nun factisch bis zu einem gewissen Grade bei meiner Beobachtung II und noch mehr bei III der Fall war, so ist doch auch der Fall möglich, dass die Verlängerung durch Wachsthum passiv gedehnter Gewebe auf der Schattenseite nicht sowohl dahin wirkt, dass die Lichthälfte hinüber gedrängt wird als vielmehr, dass Streben der Letzteren sich zu krümmen von jener nachgegeben wird, wie es bei Beobachtung I der Fall ist.

Wie es scheint, wird mit der Dauer der einseitigen Lichtwirkung der Charakter der Gewebespannung verändert, aber meine Beobachtungen gestatten noch kein sicheres Urtheil darüber.

Eine der wichtigsten Thatsachen, welche auf die Mechanik der heliotropischen Krümmung ein Licht werfen, hat Hofmeister constatirt, indem er zeigte, dass bei dieser Krümmung nicht etwa eine Verkürzung der Lichtseite (eine sogen. Contraction) mitwirkt, dass sich die Lichtseite vielmehr während der Krümmung verlängert, nur in geringerem Maasse als die Schattenseite. Das von ihm beschriebene Verfahren[1]) ist im Wesentlichen dem durch Fig. 50 versinnlichten, von mir angewendeten ähnlich; *c c* ist der Durchschnitt eines innen geschwärzten Kästchens, welches durch eine Glasscheibe *g g* wie mit einer Thür verschlossen werden kann; auf der letzteren sind die beiden Korkstücke *k k* unverrückbar befestigt; das gerade Internodium (oder ein Blattstiel) *p* wird so zugeschnitten, dass seine Enden genau in die Korke passen, und dann mit den Nadeln *n n* an diesen festgeheftet. Der Raum im Innern des Kästchens wird durch eingelegtes nasses Papier feucht erhalten und der Apparat mit der Glasscheibe gegen ein Fenster gekehrt 24 — 48 Stunden stehen gelassen. Wenn sich nun der Pflanzentheil *p* concav gegen das Licht krümmt, (die Lage *p'* annimmt), so behalten die durchstochenen Puncte ihre Entfernung, ebenso die gegen die Korke gestemmten Enden und die eingetretene Krümmung des dazwischen liegenden Stückes beweist, dass sowohl die concave als die convexe Längslinie des Organs sich verlängert haben.

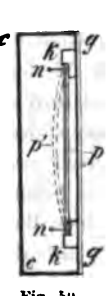


Fig. 50.

Wenn nun, wie aus dem bisher Gesagten hervorgeht, durch das Licht das Längenwachsthum der von ihm getroffenen Seite zwar nicht aufgehoben aber doch retardirt, (vielleicht auch die Dehnbarkeit der passiv gedehnten Schichten vermindert wird), so entsteht nun die Frage, wie man sich eine solche Einwirkung zu denken habe. Diese Frage ist gegenwärtig einfach nicht zu beantworten. Als Vermuthung liesse sich der Gedanke angeben, das Licht bewirke irgend eine chemische Veränderung in den Zellhäuten, wodurch dieselben verhindert würden, so viel Wasser in sich einzulagern, wie im Dunkeln. — Dass eine verstärkte Verdunstung der Lichtseite die Ursache der Krümmung sei, widerspricht den Spannungsverhältnissen der Gewebe gekrümmter Theile (dann müsste offenbar die Spannung des Parenchyms und der passiven Schichten in der Lichthälfte

1) Hofmeister II. (p. 183, 184.) befestigt gerade Blattstiele unmittelbar auf einer Glasplatte durch Ankleben der Enden mit Wachs; sodann wird eine innen geschwärzte Glasglocke darüber gestürzt und aufgekittet, nachdem für Feuchtigkeit gesorgt ist. Das Verfahren, vollkommen beweisend für den positiven, wäre nicht gut verwendbar für den negativen Heliotropismus.

geringer sein, als in der Schattenhälfte, was nicht der Fall ist), und kann schon deshalb nicht angenommen werden, weil submerse Pflanzen ebenfalls heliotropisch krümmbar sind, und unter diesen ist eine, welche den Beweis liefert, dass überhaupt nicht der Zellsaft, sondern nur der moleculare Zustand der Zellhaut durch das Licht afficirt wird; es sind dies die einzelligen Schläuche in Wasser wachsender Vaucherien, die ich mit vieler Energie sich dem Lichte zukrümmen sah. Hier können die Aenderungen, welche die Krümmung des Schlauches bewirken, offenbar nicht die Spannung zwischen Haut und Saft, sondern nur die Spannung der verschiedenen Hautschichten unter einander treffen. — Die Annahme, dass die Sauerstoffabscheidung bei der heliotropischen Krümmung eine Rolle spiele, ist unhaltbar, weil auch Wurzeln heliotropisch sind[1]), obgleich sie mit Sauerstoffabscheidung nichts zu thun haben, und die Stammtheile sind gerade dann am empfindlichsten für Lichtdifferenzen, wenn die Helligkeit überhaupt eine so geringe ist, dass dabei keine Sauerstoffabscheidung erfolgt.[2]) — Auch die stärkere Erwärmung der Lichtseite kann nicht die Ursache ihres geringen Längenwachsthums sein, es widerspricht dies der Wirkung der Wärme auf das Wachsthum überhaupt und wird dadurch widerlegt, dass Pflanzen im Finstern sich einer dunkelen Wärmequelle nicht zuwenden; auch ist bekannt, dass gerade die am stärksten brechbaren, also die am wenigsten erwärmenden Strahlen die heliotropische Krümmung am entschiedensten bewirken.

Auf die für den Heliotropismus bestehenden mechanischen Bedingungen hat Hofmeister[3]) auch eine Erscheinung zurückgeführt, die davon scheinbar sehr verschieden ist. Die Querwand, welche die Stielzelle von der Sporangiumzelle des Pilobolus crystallinus[4]) trennt, erhebt sich convex aufwärts, bildet eine kugelige Vortreibung, welche in's Innere des Sporangiums hineinragt, so dass die Sporen in dem Raum zwischen dieser Erhebung und der Sporangiumwand liegend gegen letztere hin gepresst werden. Dieser Bildungsprocess bereitet sich am Abend vor und erreicht seinen Abschluss in der Nacht und am nächsten Morgen. Endlich im Laufe des Vormittags überwiegt das Drängen der sich durch ihr Wachsthum immer mehr wölbenden Querwand, die so von innen her gedrängte Sporangiumwand reisst endlich an ihrer Basis ab und zwar mit solcher Geschwindigkeit und Heftigkeit, dass sie mehrere Zoll weit weggeschleudert wird. Das Sporangium trennt sich ganz glatt ab, ohne eine Spur von Zerreissung zurückzulassen (offenbar ist die Trennungstelle besonders für diesen Zweck organisirt). Nach Cohn ist im normalen Zustand die Spannung so gross, dass im Augenblick des Abspringens des Sporangiums, die empordrängende Querwand selbst oft zerreisst (demnach scheint die Spannung hier durch den endosmotisch überfüllten Inhalt der Stielzelle bewirkt zu werden). Nach Coëmans[5]) wird nun das Sporangium der Pilobolus nicht abgeworfen, wenn man ihn im Dunkeln reifen lässt; sobald man aber einen Sonnenstrahl auf die im Dunkeln gereiften Pflanzen fallen lässt, so werden die Sporangien augenblicklich hinweggeschleudert. »Es ist klar, sagt Hofmeister, dass bei dem Coëmans'schen Versuche die Dehnbarkeit (das Wachsthum, Sachs) der Seitenwand des Sporangium im Dunkeln nicht ihre Grenze erreicht; dass aber intensive Beleuchtung in äusserst kurzer Frist sie in dem Grade vermindert, dass die Abstossung des Sporangium sofort erfolgt.«

---

1) H. v. Mohl, Die veget. Zelle p. 299.

2) Ich habe gleich Anderen, diese unrichtige Ansicht früher vertreten in meiner, auch sonst mangelhaften Arbeit »Ueber die Ursachen der Lichtwendungen der Pflanzen« in Lotos (Prag) 1857, p. 154 ff.

3) Hofmeister III. p. 514.

4) Cohn, Verh. der Leopoldina 15. Bd., I. Abth., p. 514 — 516.

5) Bullet. Acad. Bruxelles 1859. p. 201.

Ausser dem im § Angeführten bringt die Literatur kaum etwas Brauchbares für die Beurtheilung des Mechanismus der positiv heliotropischen Krümmung. Dutrochet's Angaben sind von H. v. Mohl (veget. Zelle p. 299) längst widerlegt, und bedürfen jetzt, seit Hofmeister den neuen Standpunct für die Gewebespannung gefunden hat, keiner Entgegnung mehr. Auch Ratschinsky's Arbeit (Ann. des sc. nat. 1859, Bd. IX. p. 194) gestattet keine tiefere Einsicht in die Mechanik der heliotropischen Krümmung.

Negativer Heliotropismus. Die Gewebespannung in solchen Internodien und Wurzeln, welche ihre beleuchtete Seite convex krümmen ist noch wenig bekannt. Nur für die Sprossen von Hedera Helix liegen einige Beobachtungen vor, die nicht ganz unter einander übereinstimmen, offenbar, weil die verschiedenen Sprossen sich sehr verschieden verhalten, je nachdem sie kräftig ernährt sind, und rasch wachsen oder nicht, je nachdem sie einer Stütze sich anschmiegen oder sich frei bewegen können. Dutrochet bildet einen der Länge nach gespaltenen Spross ab, der an einen Baumstamm geschmiegt war; die dem Baum anliegende Längshälfte (also die beschattete) krümmte sich energisch concav nach der Schattenseite hin, während die beleuchtete Längshälfte sich nur sehr schwach concav nach der Lichtseite hin bog.[1] Bevor man auf eine Deutung dieses Verhaltens eingehen dürfte, wäre erst der Zweifel zu beseitigen, ob hier neben der Lichtwirkung nicht auch eine Wirkung der lange dauernden Berührung (des Anschmiegens an die Stütze) auf die Gewebespannung vorliegt, eine solche macht sich nämlich bei Ranken und schlingenden Stämmen entschieden geltend und der genannte Zweifel ist daher auch in diesem Falle so lange eine Entscheidung nicht vorliegt, gerechtfertigt. Hofmeister, der freischwebende Sprossen untersuchte[2], sagt: »in diesen Sprossenden ist kaum eine Spannungsdifferenz der Gewebe nachzuweisen: ein abgelöster Rindenstreif wird an der Aussenfläche nicht merklich concav, ein der Länge nach gespaltenes Sprossende spreizt die beiden Längshälften kaum auseinander.« An mehreren kleinen aber in Töpfen kräftig wachsenden Exemplaren von Hedera (der ursprünglichen Form unserer Wälder), die seit mehreren Wochen im Freien an einer Mauer stehen, finde ich die jüngeren frei schwebenden Sprossen sämmtlich mit ihrem jüngsten Theil entschieden positiv heliotropisch gekrümmt; das erste noch in Streckung begriffene Internodium unter der Knospe ist concav gegen das Licht (gleichsinnig mit den Blattstielen) gekrümmt und zeigt die entsprechenden Spannungsverhältnisse; der Länge nach geschlitzt, wird die concave Lichtseite stärker concav, die convexe Schattenseite wird weniger convex oder gerade (in Wasser schlägt sie sich concav nach der Schattenseite zurück doch schwach). Die negative heliotropische Krümmung finde ich an diesen zahlreichen Sprossen ausschliesslich an den älteren Internodien, bald am 4., bald dem 6. bald dem 8., zuweilen betheiligte sich nur eines, oft mehrere derselben an der gegen das Licht convexen Krümmung, die an Stücken von 45 Mill. Länge bis c. 90°, an einem solchen von 32 Mill. Länge c. 45°, an einem von 60 Millim. Länge c. 100° beträgt. Wo die negative Krümmung dem 8. bis 10. Internodium angehört, klaffen die Hälften nach der Spaltung kaum, bei jüngeren Internodien dagegen streckt sich die convexe Längshälfte zuweilen gerade, während die concave (Schattenhälfte) sich stärker krümmt. — Die Sprossen haben sämmtlich die Form eines mehr oder minder lang gezogenen *S*, da die jüngsten Internodien dem Lichte concav, die älteren diesem convex zugekrümmt sind. — Es scheint also, dass bei dem Epheu (so wie bei Tropaeolum majus, vergl. p. 41) der negative Heliotropismus erst dann eintritt, wenn die Verholzung beginnt und das Längenwachsthum sehr langsam wird.

§ 127. **Aufwärtskrümmung horizontal oder schief gelegter Organe**[3]. Sowie bei der heliotropischen Krümmung findet auch bei der Aufrichtung der aus ihrer senkrechten Lage gebrachten mit Gewebespannung ver-

1) Dutrochet: Mém. II. p. 84. Taf. 18, Fig. 3.
2) Sie wendeten sich horizontal vom Licht hinweg; Hofmeister II., p. 189.
3) Vergl. § 32.



sehenen Theile eine Verlängerung nicht nur der convex, sondern auch der concav werdenden (oberen) Seite statt, wie Hofmeister[1]) zuerst gezeigt hat. Gestützt auf die Wahrnehmung, dass die Befreiung des schwellenden Parenchyms von den passiv gedehnten Schichten, wenn sie sofort nach dem Auftreten der Aufwärtskrümmung eines Organs vorgenommen wird, die mehr oder minder vollkommene Geradestreckung des Ersteren zur Folge hat, sprach derselbe den Satz aus[2]): »Die auf Einwirkung der Schwerkraft eintretende Aufwärtskrümmung horizontaler oder gegen den Horizont geneigter Organe von Pflanzen geschieht dadurch, dass in der unteren Längshälfte des Organs die Dehnbarkeit derjenigen Zellmembranen zunimmt, welche der Expansion der im Ausdehnungsstreben begriffenen Membranen Widerstand leisten. So gefasst ist dieser Satz mit allen Beobachtungen in voller Uebereinstimmung.«

Entfernt man nach ihm Epidermis, Rinde und Holz von den aufwärts gekrümmten Sprossen von Rubus Idaeus, Erigeron grandiflorum, Oenothera biennis, Vitis vinifera, Fraxinus excelsior, in denen bei geringer Rindenentwickelung das Mark fast ausschliesslich die Krümmung bewirkt, so richten sie sich unter Verlängerung der Markcylinder gerade. Eine ausführliche Darstellung giebt er von den Spannungsverhältnissen in den Blättern von Allium Cepa; diese sind bekanntlich hohl und ihre Gestalt kommt der Längshälfte eines sehr schlanken Kegels nahe[3]). Ein abgelöster Epidermisstreif rollt sich sofort spiralig ein, indem die Aussenfläche concav wird. Ein der Epidermis entkleideter Streif des Blattgewebes krümmt sich concav nach innen (das die Höhlung auskleidende farblose Parenchym ist also durch die chlorophyllreiche Schicht passiv gedehnt); dagegen wird ein aus allen Gewebeschichten bestehender Streif des Blattes meist nach aussen hin concav, oder bleibt völlig gerade; bei einem jüngeren in kräftiger Entwickelung befindlichen Blatte wird aber häufig die Innenseite des Streifens concav. Die geringe Zahl von Gefässbündeln im grünen Parenchym sind durch dieses nicht erheblich gespannt. Nach dem allen kann das Blatt von Allium Cepa betrachtet werden als zusammengesetzt aus drei Kegelmänteln, deren mittlerer, das grüne Parenchym in einem lebhaften Ausdehnungsstreben sich befindet, welchem die beiden anderen, Epidermis und farbloses Parenchym im Inneren (Auskleidung der axilen Höhle) durch ihre Elasticität das Gleichgewicht halten; im jungen Blatt steht letzteres, späterhin erstere unter stärkerer Spannung. Dieser Bau hat, wie Hofmeister bemerkt, eine gewisse Uebereinstimmung mit dem gewöhnlichen der Wurzeln (welche ebenfalls an der Stelle, wo sie mit Gewebespannung versehen sind, sich aufwärts krümmen), indem dort wie hier ein die Längsaxe einnehmender schwellender Markcylinder fehlt. Die Blätter von Allium Cepa krümmen sich rasch und stark aufwärts, wenn die eingewurzelten Pflanzen in schräge oder horizontale Lage gebracht werden. Die Krümmung findet näher dem Grunde, ziemlich in der Mitte der Blattlänge statt, und stellt

---

1) Hofmeister II. p. 181 ff.

2) a. a. O. p. 186.

3) Hofmeister nennt die Epidermis derselben leicht ablösbar; das muss nach dem Zustand der Blätter sehr wechseln, da es mir nicht ein einziges Mal gelang, sie so abzuziehen, um Hofmeister's Versuch in überzeugender Form wiederholen zu können.

nach Hofmeister sehr genau einen Kreisbogen bis zu 90° dar; es ist gleichgiltig, welche Seite des Blattes abwärts gekehrt ist.

Zieht man, nach ihm, von einem aufwärts gekrümmten Blatte die Epidermis allseitig ab, ohne das unter ihr liegende grüne Parenchym zu beschädigen, so streckt sich der Rest gerade (unter beträchtlicher Verlängerung), wenn die Operation sofort nach Eintritt der Krümmung geschieht, erfolgt sie später, so bleibt das gehäutete Blatt meist schwach gekrümmt. Dieses Verhalten versinnlicht folgende Tabelle (Hofmeister II. p. 186):

	unverletztes Blatt		Blatt ohne Epidermis	
	Krümmung	Länge	Krümmung	Länge
I.	87° 46′	79,55 Mill.	39° 48′	81,82 Mill.
II.	84° 21′	102,11 »	10° 8′	107,3 »
III.	86° 10′	82,7 »	17° 2′	86,92 »
IV.	73° 4′	98,42 »	6° 48′	95,81 »

»Dieser Versuch, fährt er fort, beweist, dass die Aufwärtskrümmung der Blätter von Allium nicht durch Zunahme des Ausdehnungsstrebens des Parenchyms der unteren Längshälfte des Blattes, sondern durch Abnahme der Elasticität, durch Zunahme der Dehnbarkeit der nach unten gewendeten Epidermis bewirkt wird.«

Ich bin dieser, sowie der Eingangs angeführten Folgerung Hofmeister's, noch bei dem Niederschreiben des (nun schon gedruckten) § 32 gefolgt, sehe mich aber jetzt veranlasst, auf Grund neuer Untersuchungen, die wie ich glaube eine mehr in's Einzelne gehende Kenntniss der Spannungsverhältnisse liefern, in einem Puncte abzuweichen; ich halte es nämlich für zweifelhaft, ob die Dehnbarkeit der unteren passiven Schicht aufwärts gekrümmter Sprossen zunimmt, da nach völliger Isolirung derselben auch hier (wie bei heliotropischen Krümmungen) nach Ausgleichung der Spannungen, die passiv gedehnten Schichten der Unterseite factisch länger sind, als die der Oberseite. Ich gestehe, dass mir dieses erst vor Kurzem gewonnene Ergebniss deshalb werthvoll ist, weil es sich der einzigen Erklärung, die ich mir von der Einwirkung der Schwerkraft auf die Gewebespannung geben kann (s. § 32), besser anschmiegt, als wenn es sich blos um eine Verminderung der Elasticität handelte[1]).

Die geraden Stammstücke oder Blattstiele wurden, frisch abgeschnitten, auf feuchten Sand horizontal gelegt und am unteren Ende mit feuchtem Sand bedeckt, um ihnen einen Halt zu geben: um die Wirkung des Lichts auszuschliessen und die Luft feucht zu halten, wurde ein Holzkasten von dicker Wandung darüber gestürzt, so dass der untere Rand desselben in den feuchten Sand eindrang; die Temperatur war 18—20° C.; die Präparate wurden zergliedert, sobald ich die Krümmung derselben wahrnahm:

---

1) Ich bin leider auch hier auf eine geringe Zahl von Beobachtungen beschränkt, da mir die betreffende Beobachtungsmethode erst bei dem Niederschreiben dieser Abhandlung in den Sinn kam und nun Material und Zeit mangeln; dafür sind meine Beobachtungen an Objecten gemacht, die vermöge ihrer Grösse und der leichten Präparation keine allzugrossen Beobachtungsfehler zulassen. Die Methode der Messung war hier dieselbe, wie bei den Lichtkrümmungen; ich begnüge mich auch hier mit ungefähren Messungen der Bögen, da dieselben zu unregelmässig sind, um als Kreisbögen behandelt zu werden und da die gemachten Angaben eine grosse Genauigkeit der Bogenmessung nicht erfordern.



I. Nicotiana Tabacum: Stammstück 4 Internodien umfassend:
ursprüngliche Länge = 127,3 Mill.
nach 24 Stunden: » = 130,0 »
Krümmung anfangs = 0
» nach 24 Stunden = 33°.

Isolirte Gewebestreifen des gekrümmten Stückes:	Länge in Millim.	Differenz e—a.
a) Passive Schicht[1]) der oberen Seite	= 128,0	
b) Oberer Markstreifen	= 133,0	
c) Mittlerer Markstreif	= 133,5	= 4 Millim.
d) Unterer Markstreif	= 133,0	
e) Passive Schicht der unteren Seite	= 132,0	

Bevor der Markcylinder in Streifen zerschnitten wurde, war er seiner Umhüllung entkleidet worden, wobei er sich vollkommen gerade streckte; die Krümmung war hier, übereinstimmend mit Hofmeister's Angaben, nicht durch eine Differenz in dem Dehnungsstreben der Unter- und Oberseite des Markes veranlasst, sie war aber auch nicht durch blosse Zunahme der Dehnbarkeit der unteren passiven Schicht, sondern durch stärkeres Längenwachsthum derselben bedingt, welches dem Ausdehnungsstreben des Markes auf dieser Seite mehr Spielraum gewährte. Die Messungen reichen aber nicht hin, um zu beurtheilen, ob ausserdem die passiven Schichten der Unterseite auch noch dehnbarer geworden waren.

Neben der Längenzunahme der unteren passiv gedehnten Schichten tritt aber auch ein gesteigertes Längenwachsthum des schwellenden Parenchyms gegen die Unterseite hin auf, was, wie es scheint, nicht blos als secundäre Veränderung aufzufassen ist: das oben beschriebene Stammstück von Nicotiana hatte 24 Stunden horizontal gelegen, und sein Mark streckte sich nach völliger Befreiung gerade, die folgende Beobachtungsreihe zeigt aber, dass ein anderes Stammstück gleicher Art nach blos 18stündigem Liegen und unbedeutender Aufwärtskrümmung einen Markcylinder lieferte, der nach der Entkleidung aller ihn spannenden Schichten einen namhaften Rest von Krümmung beibehielt.

II. Nicotiana Tabacum, Stammstück mehrere Internodien umfassend, nach 18stündigem Horizontalliegen;

Länge des unverletzten Stückes . . . . = 127,5 Mill.
» des isolirten obern Rinde-Holzstreifs = 124,5 »
» des ganzen Markcylinders . . . . = 130,0 »
» des unteren Rinde-Holzstreifs . . . = 129,0 »
Längendifferenz der oberen und unteren passiven Schicht . = 4,5 Mill.
» der oberen passiven Schicht und des Markes = 5,5 »
» der unteren passiven Schicht und des Markes = 1,0 »
Krümmung des unverletzten Stückes . . . . = 48° aufwärts concav.
» des isolirten ganzen Markes . . = 36° aufwärts concav
» der oberen Längshälfte des Markes = 86° aufwärts concav.
» der unteren Längshälfte des Markes = 35° abwärts concav.

---

1) Die passive Schicht umfasst hier die Epidermis, Rinde, Holz, die sich von dem Mark eicht abziehen lassen.

Die Krümmungen, welche die beiden Hälften des isolirten Markcylinders nach entgegengesetzten Richtungen machten, zeigen, dass innerhalb des Markes eine beträchtliche Spannung bestand, der axile Theil desselben war zu lang für die peripherischen Markschichten; diese Spannung ist aber in der unteren Hälfte viel geringer als in der oberen, die peripherische Markschicht der unteren Seite hatte sich verlängert und so die Spannung vermindert. Man kann mit Rücksicht auf die § 121 mitgetheilten Messungen sagen, es besteht im senkrecht aufgewachsenen Tabakstamm eine Schichtenspannung der Gewebe in der Art, dass die Rinde für das Holz und dieses für die äusseren Markschichten, diese endlich für den axilen Theil des Markes zu kurz sind; so lange der Stamm ungestört aufrecht wächst, sind diese Spannungen symmetrisch um die Axe vertheilt; wird er aber horizontal gelegt, so hört diese Symmetrie auf und zwar dadurch, dass jede weiter nach unten liegende Schicht mehr in die Länge wächst, als die nächst höhere; dies erzeugt von der unteren horizontal liegenden Rinde bis zur Axe des Markes eine Verminderung, von der Axe bis zur oberen horizontalen Rinde eine Vermehrung der Spannung[1]). Unter diesen Ausdruck lassen sich auch die Ergebnisse der beiden folgenden Beobachtungen zusammenfassen:

III. Blattstiel von Rheum undulatum:

ursprüngliche Länge des Stückes . . .	= 256,5 Mill.
nachdem es 24 Stunden horizontal gelegen	= 257,6 »
Krümmung des unverletzten Stückes frisch	= unmerklich
Krümmung nachdem es 24 Stunden horizontal gelegen . . .	= 51° aufwärts concav
Krümmung des oberen von der Epidermis befreiten isolirten Markstreifens (sammt Gefässbündel)	= 280° aufwärts concav
Krümmung des ditto unteren Markstreifens	= 95° abwärts concav.

Länge der isolirten Schichten:		Differenzen:
Epidermis der Oberseite . .	= 252,0 Mill.	
		+ 6,5 Mill.
Oberer Markstreif (mit Gef. B.)	= 258,5 »	
		+ 5,0 »
Axiler Markstreif (mit Gef. B.)	= 263,5 »	
		+ 2,5 »
Unterer Markstreif (mit Gef. B.)	= 266,0 »	
		— 7,0 »
Untere Epidermis	= 259,0 »	

Da man annehmen darf, dass vor der Aufwärtskrümmung, die beiden Seiten des Blattstiels gleich lang waren, so ist während 24 Stunden Horizontalliegens die Epidermis der convexen unteren Seite um 7 Millim. länger geworden, als die der Oberseite; die untere Seite des Markparenchyms (sammt Gefässbündeln) ist aber um 7,5 Millim. länger geworden, als der homologe Theil der oberen concaven Seite.

IV. Blattstiel von Cucurbita Pepo; nachdem derselbe 24 Stunden auf feuchtem Sand gelegen und sich aufwärts gekrümmt hatte, wurde zunächst seine Krümmung bestimmt, durch vier Längsschnitte wurde er sodann (der Stiel

1) In dieser Form lässt sich auch die Aenderung der Gewebespannung bei positiv heliotropisch gekrümmten Organen ausdrücken, wenn man statt »unten« — Schattenseite, statt »oben« — Lichtseite setzt. Die durch ungleichseitige Beleuchtung an Internodien bewirkte Krümmung concav gegen das Licht ist mit Spannungen verbunden, die sich bis jetzt von denen der Aufwärtskrümmung nicht unterscheiden lassen.

ist hohl) in zwei seitliche, einen oberen (concaven) und einen unteren Streifen zerlegt; die Krümmung des oberen nahm gleichsinnig zu, der untere dagegen schlug zurück, vorher abwärts convex, wurde er nun abwärts concav; nachdem diese Krümmungen bestimmt, wurde von dem oberen und unteren Streifen mit einem scharfen Messer die Epidermis sammt einem Theil des daran hängenden Rindenparenchyms abgeschält (abziehen lässt sich die Epidermis von so langen Stücken nicht ohne zu reissen), und nun die Länge der vier isolirten Stücke bestimmt; das von der Rinde befreite Parenchym enthielt noch die Gefässbündel; die Spannungen jedes Streifens für sich waren gering:

Krümmung des ganzen Stiels nach 24stündigem Horizontalliegen	=	41° aufwärts concav
» des oberen Streifs (Epid. Parench. Bündel) . . .	=	215° aufwärts concav
» des unteren Streifs (Epid. Parench. Bündel) . . .	=	150° abwärts concav.

Länge der isolirten Streifen:		Differenzen:
Epid. mit Rinde der Oberseite . .	= 162,5	+ 5,5 Mill.
Mark mit Gef. Bünd. der Oberseite	= 168,0	+ 5,3 »
Mark mit Gef. Bünd. der Unterseite	= 173,3	
Epid. mit Rinde der Unterseite .	= 169,0	— 4,3 »

Das Ergebniss, dass bei horizontal gelegten und sich aufwärts krümmenden Organen die Krümmung nicht durch eine grössere Dehnbarkeit der unteren passiv gedehnten Schichten, sondern durch ein gesteigertes Längenwachsthum dieser und der unteren Parenchymschichten ermöglicht wird, wodurch die Spannungsdifferenzen der consecutiven Schichten der Unterseite geringer, die der Oberseite grösser werden, giebt dem in § 32 gegebenen Erklärungsversuch der Einwirkung der Schwerkraft auf die Gewebespannung eine grössere Wahrscheinlichkeit. Dem dort angedeuteten Gedankengange entsprechend stelle ich mir vor, dass das in den sämmtlichen Geweben eines krümmungsfähigen Stückes enthaltene Wasser (Zellsäfte und Imbibitionsflüssigkeit der Zellhäute), trotz der verschiedenen endosmotischen und Adhäsionskräfte, denen es überall unterliegt, doch als eine continuirliche Wassermasse betrachtet werden kann, die auf sich selbst einen der Höhe proportionalen Druck ausübt. In einem horizontal gelegten Stammstück oder Blattstiel mit grossen Gewebespannungen wird das in den Zellhäuten der unteren Epidermis, der unteren Rinde, der unteren Holzschicht imbibirte Wasser einen Druck erfahren, welcher von dem Gewicht des Wassers der höher liegenden Gewebeschichten herrührt; dieser Druck wird um so grösser sein, je tiefer eine Schicht liegt, er wird nach der oberen horizontalen Epidermis hin immer kleiner werden. Neben den verschiedenen Kräften, denen das Wasser in den gespannten Geweben unterliegt, muss sich dieser Druck in senkrechter Richtung ebenfalls geltend machen, er wird dahin streben, die Wassermolecüle in Molecularinterstitien der horizontalen Zellwände hineinzupressen, und dies wird um so energischer geschehen, ein je grösseres Wassergewicht auf der betreffenden Zellhaut lastet, d. h. je tiefer sie unterhalb der oberen horizontalen Epidermis liegt. Die in den verschiedenen Gewebeschichten sehr verschiedenen Kräfte, womit das Wasser darin festgehalten wird, gewinnen einen Zuwachs der nicht von diesen Kräften, sondern von dem Gewicht der darüber liegenden Flüssigkeit herrührt. — Anfangs wird das Gewicht des auf einer horizontalen Zell-

wand lastenden Wassers die Zellhautmolecüle nur um ein unendlich Geringes auseinanderdrängen, dadurch wird aber die Einlagerung neuer Substanzmolecüle in die horizontale Haut in horizontaler Richtung erleichtert, die vorher durch das eindringende Wasser auseinander gedrängten Substanztheile treten durch wirkliches Wachsthum (durch Intussusception) in eine neue moleculare Gleichgewichtslage ein; hat dies stattgefunden, so dauert der Druck des Wassers von oben noch fort, derselbe Process wiederholt sich beständig von Neuem. Da die Ausgiebigkeit dieses Vorgangs von dem Gewicht des auf der betreffenden Zellhaut lastenden Wassers abhängt, so wird er sich desto rascher und kräftiger geltend machen, je tiefer die betreffende Zellhaut unter anderen, d. h. je näher sie der Unterseite des horizontalen Organs liegt. Diese Annahme macht es nun auch begreiflich, warum anfangs, wenn das Organ eben erst anfing sich zu krümmen, die Schichtenspannungen in der angegebenen Art auftreten, warum später die Spannungen sich mehr ausgleichen und die Gewebeschichten auch nach der Trennung die aufwärtsgekrümmte Form beibehalten; auch erscheint es einigermaassen begreiflich, warum nach eben erst eingetretener Krümmung zuweilen, wenn es befreit wird, das Mark keine eigene Krümmung zeigt, später aber gewöhnlich eine solche beibehält.

Dies Alles hat indessen für jetzt noch blos den Werth einer Hypothese, deren Berechtigung darin liegt, dass sie auf ein bisher absolut unerklärtes Phänomen doch einen ersten Lichtstrahl wirft; zahlreichere Beobachtungen, die mit genauen Messungen verbunden sind, werden ihre Brauchbarkeit bestätigen oder verneinen; jedenfalls scheint es besser, irgend eine bestimmt formulirte Ansicht zu haben, über die sich denken und reden lässt, als gar keine. Eine gewisse Aehnlichkeit der eben angedeuteten Meinung mit dem Erklärungsversuche Knight's dürfte derselben als Empfehlung zu Statten kommen, so wie auch der Umstand für sie spricht, dass sie sich ohne Schwierigkeit auch auf die Ergebnisse der Rotationsversuche übertragen lässt.

§ 128. Das Winden der Ranken und schlingenden Stämme. Wenn man die noch gerade gestreckten Ranken von Cucurbita und Vitis, ebenso die noch nicht um eine Stütze gewundenen in lebhaftem Wachsthum begriffenen jungen Internodien von Humulus, Phaseolus, Dioscorea Batatas der Länge nach halbirt, so klaffen die Hälften auseinander, es sind also auch hier äussere passiv gedehnte und innere schwellende Schichten vorhanden. Spaltet man die vor wenigen Stunden um eine Stütze gewundenen Ranken oder schlingenden Internodien derselben Pflanzen, so wird die concave Längshälfte viel stärker concav, die convexe Hälfte aber vermindert ihre Convexität und streckt sich zuweilen ganz gerade; zieht man von einer kürzlich um eine Stütze gewundenen von dieser abgenommenen Ranke die Epidermis der convexen Seite ab, so nimmt die Krümmung um ein Erhebliches zu, zieht man dagegen die Epidermis der concaven Seite ab, so vermindert sich die Krümmung, zuweilen gleicht sie sich vollkommen aus. Diese Beobachtungen zeigen, dass die Spannungsverhältnisse der durch dauernde einseitige Berührung gekrümmten Organe ganz ähnliche sind, wie bei den durch einseitige Beleuchtung und durch den Einfluss der Schwerkraft gekrümmten: auf der convexen Seite ist die Spannung zwischen dem schwellenden und dem passivgedehnten Gewebe geringer als auf der concaven Seite; die Krümmung findet statt, weil die Epidermis der nicht berührten convexwerdenden Seite dem sich streckenden Mark einen grösseren Spielraum ge-

währt als die der berührten concaven Hälfte des Organs; ob auch hier ein stärkeres Längenwachsthum der convexwerdenden Schichten oder zunächst nur eine grössere Dehnbarkeit der entsprechenden passivgedehnten Schichten, oder ob eine Steigerung der Elasticität der concavwerdenden den ersten Anstoss zur Krümmung giebt, kann nur durch genauere Längenmessungen der einzelnen isolirten Schichten vor und nach dem Winden einer Ranke oder eines Internodiums bestimmt werden.

Solange die Ranke oder das schlingende Internodium noch gerade ist, noch von keiner Stütze berührt wird, sind die Spannungen seiner Gewebeschichten ziemlich symmetrisch um seine Axe vertheilt; es scheint aber schon um diese Zeit eine Disposition zu unsymmetrischer Vertheilung derselben im Organ durch die Entwickelungsweise desselben vorhanden zu sein; durch die dauernde Berührung einer bestimmten Seitenlinie aber, d. h. durch einen von aussen her in radialer Richtung wirkenden Druck wird die Gewebespannung bezüglich der Axe des Organs unsymmetrisch, auf der berührten Hälfte wird sie gesteigert, auf der frei liegenden, von der Stütze entfernteren Hälfte wird sie geringer. — Dass schon vor der Berührung mit der Stütze eine unsymmetrische Vertheilung der Spannungen im Organe stattfindet, folgt daraus, dass die Ranken nur um solche Stützen sich winden, welche ihre Unterseite oder eine ihrer Flanken berühren, dass ebenso die schlingenden Internodien nur dann eine Stütze fassen, wenn sie dieselbe mit der einen oder mit der anderen Seitenlinie berühren, welche für die Aufnahme des Berührungsreizes schon vorher disponirt ist: sie winden entweder rechts oder links[1]).

Der Druck, den die Berührung mit einem fremden Körper (Stütze) erzeugt und der seinerseits die Störung der Gewebespannung im Organ bewirkt, kann ein sehr unbedeutender sein; ein freihängender dünner leichter Faden wird von Bohnen umwunden, leicht verschiebbare Blätter oder dünne Rankenäste werden von Ranken umschlungen. Bei den windenden Internodien ist die Berührung mit der Stütze oft eine höchst unvollkommene, nämlich dann wenn sie mit steifen Haaren wie Ipomaea und Phaseolus oder mit vorspringenden Kanten, wie Humulus versehen sind. In solchen Fällen berühren nur die Hervorragungen die Stütze, stemmen sich gegen diese und pflanzen den Druck auf die unterliegenden Gewebe zunächst in radialer Richtung gegen die Axe des Organs fort. Während die Grösse des Druckes eine sehr unbedeutende sein kann, muss dagegen seine Dauer eine bestimmte Zeit (meist wohl einige Stunden[2]) erreichen, damit eine Störung der Gewebespannung eintritt, die sich in der Krümmung des Organs geltend macht; H. v. Mohl, der zuerst die Berührung mit einem fremden Körper

1) Bevor das windende Internodium eine Stütze berührt, hängt es über und wird vermöge der Torsion der tiefer liegenden Theile wie ein Uhrzeiger im Kreis herumgeführt; trifft die vorausgehende Seitenlinie des überhängenden Stückes eine Stütze, so erfolgt die Reizung und Umschlingung, die bei der Kreisbewegung hintere Seitenlinie ist nicht reizbar: welche von den Seitenlinien des noch überhängenden und kreisenden Internodiums die vorausgehende und reizbare ist, hängt von der Richtung der kreisenden Bewegung ab, die entweder der Richtung eines Uhrzeigers folgen oder dieser entgegengesetzt sein kann, was von der Natur der Pflanze abhängt.

2) Bei Sycios angulata soll nach Asa Gray die Krümmung so schnell erfolgen, dass die Bewegung als solche sichtbar wird.



als den Reiz erkannte[1]), der diese Bewegungen auslöst, hat auch zuerst gezeigt, dass momentane Berührungen, selbst öfter wiederholt, so wie Zug und Druck keine Krümmung erzeugen.

In welcher Weise nun ein unbedeutender aber dauernder Druck (Berührung) die angegebene Störung der Gewebespannung erzeugen kann, bleibt bei unserer geringen Bekanntschaft mit der Molecularstructur der Gewebe noch unverständlich; wahrscheinlich wirkt der radial gerichtete Druck zunächst auf die Cohäsionsverhältnisse der Zellhäute, wodurch in diesen neue Imbibitions- und Wachsthumserscheinungen auch in der axilen Richtung hervorgerufen werden. Dass es zunächst die Zellhäute sind, welche die Wirkung der Berührung erfahren und dass die Berührung das Wachsthum derselben an der getroffenen Stelle schwächt, zeigt das Verhalten schlauchförmiger Zellen, welche gleich jenen vielzelligen Organen an den sie berührenden Körpern sich hinschmiegen; eine Erscheinung. auf deren Analogie mit dem Winden und Klettern mancher Pflanzen (wie Ficus stipulata, Hedera Helix) schon Mohl und Hofmeister aufmerksam gemacht haben[2]), dahin gehört das Anschmiegen der Pollenschläuche an die innere Fruchtknotenwandung und die Oberfläche der Samenknospen, an denen sie hinwachsen; die Pollenschläuche der Gramineen zeigen diese Erscheinung besonders deutlich so lange sie auf der sehr unebenen Oberfläche der haarigen Narbe hinkriechen, die Wurzelschläuche von Oedogonium legen sich in ähnlicher noch auffallenderer Weise an ihre Unterlage fest an, die Verwachsung der Wurzelhaare der Landpflanzen mit Bodentheilchen (p. 186 Fig. 20) beruht offenbar auf derselben Ursache[3]). Das Anschmiegen einzelliger Organe an sie berührende Körper kann nur einem veränderten Wachsthum (vermittelt durch die Spannungen in der Haut selbst) der Haut zugeschrieben werden, und es ist kein Grund vorhanden, der denselben Vorgang bei vielzelligen Organen unwahrscheinlich machen könnte.

Die Kenntniss der Beziehungen der Ranken und schlingenden Stämme zu ihren Stützen die Widerlegung der früheren, an Aberglauben streifenden Irrthümer, die man darüber hegte, die Feststellung der Thatsache, dass die Berührung als Reiz wirkt und nur dann, wenn sie eine gewisse Dauer hat, so wirkt, vieles Andere, was sich auf die Mechanik dieser Bewegungen bezieht, so wie die Kenntniss der Beziehungen dieser Organe zur Lebensweise der Pflanzen verdankt man fast ausschliesslich der schönen Monographie H. v. Mohl's »Ueber den Bau und das Winden der Ranken und Schlingpflanzen« 1827. Betreffs der weiteren Complicationen, welche diese Bewegungen erfahren, in dem mit der gegen die Stütze hin concaven Krümmung noch seitliche Biegungen verbunden sind, so dass das gekrümmte Organ statt eines Kreises eine Schraubenlinie beschreibt, ferner bezüglich der Störungen, welche die Einwirkung des Lichts und das Aufwärtsstreben der schlingenden Stämme, so wie die verschie-

---

1) H. v. Mohl hatte offenbar vollkommen Recht, die Berührung mit einem fremden Körper als »Reiz« zu bezeichnen, der die Bewegung (nicht bewirkt aber) veranlasst; der Vorgang gehört offenbar in dieselbe Kategorie, wie die Bewegung eines Mimosenblattes nach Berührung der Unterseite seines Polsters und wenn das Wort Reiz auf diesen angewendet wird, so gilt es sicherlich auch auf die Ranken und schlingenden Stämme.

2) Hofmeister: »Neue Beiträge« Abhandl. d. k. sächs. Ges. der Wiss. VII. p. 683.

3) H. v. Mohl (Veget. Zelle p. 215): »Man könnte geneigt sein, den Grund davon, dass sich viele Zellen krümmen und an einen festen Körper anlegen, darin zu suchen, dass das Wachsthum derjenigen Theile der Zellmembran, welche mit einem fremden Körper in Berührung kommen, hinter dem Wachsthum der freiliegenden Theile zurückbleibt. Allein möglicherweise ist die Erscheinung eine weit verwickeltere« u. s. w.

denen Formen der Stützen hervorrufen, muss auf die genannte Arbeit verwiesen werden, da es sich hier zunächst nur um die Hervorhebung der beiden wesentlichsten Fragen handelt; diese betreffen aber die Gewebespannung der durch Berührung concav werdenden Organe und die Wirkungsweise der Berührung; zur Entscheidung dieser wesentlichsten Fragen müssen neue und ausführliche Untersuchungen unternommen werden[1]). Man hat mit Vorliebe die Analogie betont, welche die Krümmung der Ranken und Schlingpflanzen durch Berührung einerseits und die Bewegung der Mimosengelenke durch Stoss u. s. w. anderseits darbiete; es scheint aber, dass diese Analogie nur das Aeussere der Erscheinung trifft, da die mechanischen Bedingungen in beiden Fällen wesentlich andere sind: das gereizte Mimosengelenk wird schlaffer, die Spannung seiner Unterseite geringer, bei der gekrümmten Ranke und dem schlingenden Stamm wird, wie oben gezeigt, die Gewebespannung auf der berührten Seite grösser als auf der abgewendeten; bei den Mimosengelenken besteht die Hauptspannung zwischen dem Schwellkörper und dem axilen Strang, bei den Ranken dagegen scheint immer das axile Mark und die Epidermis die stärkste Spannung zu bewirken; bei den Mimosengelenken wird die reizbare erschlaffende Hälfte des Organs concav, weil sie von der gegenüberliegenden (convexwerdenden) Hälfte passiv hinabgedrückt wird, genau das Umgekehrte findet bei der Ranke und dem schlingenden Internodium statt, hier wird die convexe (nicht reizbare) Seite passiv hinübergezogen durch die gereizte concav werdende Hälfte des Organs; die Mimosengelenke gewinnen ihre Reizbarkeit vor der definitiven Entwickelung und behalten sie bis zum Tode des Blattes, die Ranken und Schlingstämme sind nur in einem bestimmten Entwickelungszustand reizbar[2]), sobald sie ihre vollständige Ausbildung erreicht haben, sind sie unempfindlich für Berührung; endlich besteht zwischen beiden Kategorieen von Organen ein auffallender Unterschied im Verhalten zum Licht; das Gewebe der Mimosengelenke verdankt seinen labilen Gleichgewichtszustand der dauernden vorhergehenden Einwirkung intensiven Lichts, das Gewebe muss sich im Phototonus befinden, um reizbar zu sein, dunkelstarre oder gar etiolirte Blätter sind nicht reizbar; dagegen hat schon Mohl a. a. O. gezeigt, dass etiolirte Ranken und Schlingpflanzen sich um Stützen winden und ich habe dasselbe an den Ranken von Cucurbita und Bryonia[3]), an den schlingenden Internodien von Phaseolus und Ipomaea[4]) beobachtet; der Molecularzustand des Gewebes, welcher die Reizbarkeit bedingt, ist hier offenbar ganz unabhängig vom Licht, ein Unterschied von Phototonus und Dunkelstarre besteht hier nicht, und die Gleichgiltigkeit der letztgenannten Organe gegen die heliotropische Wirkung des Lichts wurde schon von Mohl hervorgehoben (die Ranken von Vitis sind negativ heliotropisch, aber ziemlich träge, die schlingenden Internodien verhalten sich nur schwach heliotropisch).

§ 129. Es ist kaum zweifelhaft, dass die zahlreichen auf Krümmungen oder Drehungen beruhenden Bewegungen von Pflanzentheilen, welche ohne äussere Eingriffe, durch den Gang des Wachsthums selbst hervorgerufen werden, ebenfalls mit Spannungen und Spannungsänderungen der verschiedenen Gewebeschichten verbunden sind und auf diesen zunächst

1) Die Arbeit von Asa Gray (Proceed. Americ. Acad. of science und Edinb. new philos. journal 1859) ist mir nur aus einem Referat bekannt, und scheint diesem zu folge die hier hervorgehobenen Fragen nicht näher zu beleuchten.

2) Mohl (a. a. O. p. 65) sagt, die Reizbarkeit der Ranken für Berührung entwickelt sich erst mit Vollendung ihres Längenwachsthums, das ist wohl, wie die folgenden Sätze zeigen, nicht ganz streng zu nehmen; der letzte Wachsthumsact dürfte wohl erst die freiwillige Einrollung sein, welche offenbar durch das überwiegende Wachsthum der Oberseite bewirkt wird; wahrscheinlich ist die Ranke für Berührung zu der Zeit reizbar, wo das ungleiche Wachsthum der Ober- und Unterseite schon eine gewisse Spannung beider bewirkt, was kurz vor der Einrollung erfolgt.

3) Sachs: Botanische Zeitung 1863. Beilage p. 12.

4) ebenda 1865. p. 119. Vergl. auch § 15.

beruhen; wahrscheinlich rühren alle diese Bewegungen davon her, dass bald die schwellenden Gewebe, bald die passiv gedehnten auf der einen oder anderen Seite des Organs schneller wachsen oder dass durch innere Veränderungen die Dehnbarkeit der passiven Schichten bald der einen bald der anderen Seite zu- oder abnimmt. Genauere Untersuchungen liegen in dieser Richtung aber bis jetzt nicht vor.

Die auffallendsten hierher gehörigen Erscheinungen sind: das freiwillige Einrollen der Ranken (von der Spitze aus abwärts) und die Torsion der schlingenden Internodien (von unten aufwärts fortschreitend) so lange sie von keiner Stütze berührt werden[1]; die Bewegungen der Narben (z. B. bei Epilobium, Nigella) und der Staubfäden (z. B. von Tropaeolum majus, Parnassia palustris u. v. a.[2]) zur Zeit der Befruchtung; die Drehungen und Wendungen der Laub- und Blüthenblätter bei der Entwickelung aus der Knospenlage, die später bei ihnen häufig vorkommende schraubenförmige Drehung[3]; die Veränderung der Stellung der Blüthenstiele nach der Befruchtung (Fritillaria imperialis, Lilium Martagon, Campanula); auch gehört hierher das Ueberhängen rasch emporwachsender Laub- oder Blüthensprossen, die ohne eine Torsion zu zeigen, bald nach Ost, nach West, Nord und Süd sich krümmen, ganz unabhängig von dem Stand der Sonne, überhaupt unabhängig von der Beleuchtung (z. B. Allium Porrum, Cepa; Brassica Napus, Linum usitatissimum[4]), da sie auch in tiefer und constanter Finsterniss stattfinden; endlich sind hier die Torsionen der sehr in die Länge wachsenden etiolirten Internodien und Blätter zu erwähnen[5]).

Die Gewebespannung in allen diesen Fällen ist bis jetzt eine offene Frage, deren gründliche Beantwortung für die Theorie des Wachsthums gewiss reiche Früchte tragen wird.

---

1) S. Mohl: »Ranken und Schlingpflanzen« 1827 und Dutrochet: Ann. des sc. nat. 1843. T. XX. p. 306.

2) Meyen III. p. 494 ff., und De Candolle, Physiol. Uebers. von Röper, II. p. 71 ff.

3) M. Wichura in Flora 1852. Nr. 3; über die bei Laubmoosen vorkommenden Drehungen s. Wichura in Jahrb. für wiss. Botanik 1859. p. 200 ff.

4) Zu diesen bisher wenig beachteten Erscheinungen gehört auch das Ueberhängen der Blüthenköpfe von Helianthus annuus bald nach Ost, West, Süd, Nord, welches mit dem Stand der Sonne bestimmt nichts zu thun hat; vergl. auch Röper's Anm. in De Candolle Physiol. II. p. 33.

5) J. Sachs: Botan. Zeitg. 1863. Beilage p. 16 (auf p. 17 ist daselbst hinter den Worten das hypocot. Glied etiolirter Keimpflanzen« einzuschalten: von Cucurbita Pepo).

Druck von Breitkopf und Härtel in Leipzig.


HW 1H28 5

